This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

A propos de ce livre

Ceci est une copie numérique d'un ouvrage conservé depuis des générations dans les rayonnages d'une bibliothèque avant d'être numérisé avec précaution par Google dans le cadre d'un projet visant à permettre aux internautes de découvrir l'ensemble du patrimoine littéraire mondial en ligne.

Ce livre étant relativement ancien, il n'est plus protégé par la loi sur les droits d'auteur et appartient à présent au domaine public. L'expression "appartenir au domaine public" signifie que le livre en question n'a jamais été soumis aux droits d'auteur ou que ses droits légaux sont arrivés à expiration. Les conditions requises pour qu'un livre tombe dans le domaine public peuvent varier d'un pays à l'autre. Les livres libres de droit sont autant de liens avec le passé. Ils sont les témoins de la richesse de notre histoire, de notre patrimoine culturel et de la connaissance humaine et sont trop souvent difficilement accessibles au public.

Les notes de bas de page et autres annotations en marge du texte présentes dans le volume original sont reprises dans ce fichier, comme un souvenir du long chemin parcouru par l'ouvrage depuis la maison d'édition en passant par la bibliothèque pour finalement se retrouver entre vos mains.

Consignes d'utilisation

Google est fier de travailler en partenariat avec des bibliothèques à la numérisation des ouvrages appartenant au domaine public et de les rendre ainsi accessibles à tous. Ces livres sont en effet la propriété de tous et de toutes et nous sommes tout simplement les gardiens de ce patrimoine. Il s'agit toutefois d'un projet coûteux. Par conséquent et en vue de poursuivre la diffusion de ces ressources inépuisables, nous avons pris les dispositions nécessaires afin de prévenir les éventuels abus auxquels pourraient se livrer des sites marchands tiers, notamment en instaurant des contraintes techniques relatives aux requêtes automatisées.

Nous vous demandons également de:

+ *Ne pas utiliser les fichiers à des fins commerciales* Nous avons conçu le programme Google Recherche de Livres à l'usage des particuliers. Nous vous demandons donc d'utiliser uniquement ces fichiers à des fins personnelles. Ils ne sauraient en effet être employés dans un quelconque but commercial.

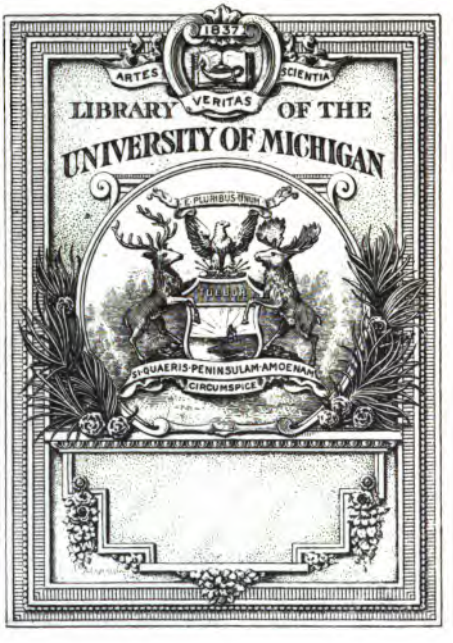
+ *Ne pas procéder à des requêtes automatisées* N'envoyez aucune requête automatisée quelle qu'elle soit au système Google. Si vous effectuez des recherches concernant les logiciels de traduction, la reconnaissance optique de caractères ou tout autre domaine nécessitant de disposer d'importantes quantités de texte, n'hésitez pas à nous contacter. Nous encourageons pour la réalisation de ce type de travaux l'utilisation des ouvrages et documents appartenant au domaine public et serions heureux de vous être utile.

+ *Ne pas supprimer l'attribution* Le filigrane Google contenu dans chaque fichier est indispensable pour informer les internautes de notre projet et leur permettre d'accéder à davantage de documents par l'intermédiaire du Programme Google Recherche de Livres. Ne le supprimez en aucun cas.

+ *Rester dans la légalité* Quelle que soit l'utilisation que vous comptez faire des fichiers, n'oubliez pas qu'il est de votre responsabilité de veiller à respecter la loi. Si un ouvrage appartient au domaine public américain, n'en déduisez pas pour autant qu'il en va de même dans les autres pays. La durée légale des droits d'auteur d'un livre varie d'un pays à l'autre. Nous ne sommes donc pas en mesure de répertorier les ouvrages dont l'utilisation est autorisée et ceux dont elle ne l'est pas. Ne croyez pas que le simple fait d'afficher un livre sur Google Recherche de Livres signifie que celui-ci peut être utilisé de quelque façon que ce soit dans le monde entier. La condamnation à laquelle vous vous exposeriez en cas de violation des droits d'auteur peut être sévère.

À propos du service Google Recherche de Livres

En favorisant la recherche et l'accès à un nombre croissant de livres disponibles dans de nombreuses langues, dont le français, Google souhaite contribuer à promouvoir la diversité culturelle grâce à Google Recherche de Livres. En effet, le Programme Google Recherche de Livres permet aux internautes de découvrir le patrimoine littéraire mondial, tout en aidant les auteurs et les éditeurs à élargir leur public. Vous pouvez effectuer des recherches en ligne dans le texte intégral de cet ouvrage à l'adresse `http://books.google.com`


1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE

QE
721
.P95

BIBLIOTHÈQUE SCIENTIFIQUE CONTEMPORAINE

L'ÉVOLUTION

DES

FORMES ANIMALES

Avant l'apparition de l'homme

DU MÊME AUTEUR

Cours de Géologie (Enseignement secondaire spécial) 1890, 1 vol., librairie May et Motteroz, et librairie Picard et Kaan.

LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE ET FILS

Bibliothèque Scientifique Contemporaine

Nouvelle collection de volumes in-16, comprenant 300 à 400 pages, imprimés en caractères elzéviriens et illustrés de figures intercalées dans le texte

PRIX DE CHAQUE VOLUME : 3 FR. 50

100 volumes sont en vente : Derniers volumes parus.

BAYE (Baron de), L'archéologie préhistorique.
BLEICHER, Les Vosges, le sol et les habitants.
COTTEAU, Le préhistorique en Europe. Congrès, musées, excursions.
DEBIERRE, L'homme avant l'histoire.
DOLLO (L.), La vie au sein des mers.
FALSAN, Les Alpes.
FOLIN (Marquis de), Sous les mers. Campagnes d'explorations sous-marines.
FOUQUÉ, Les tremblements de terre.
FOVEAU DE COURMELLES, Les facultés mentales des animaux.
GADEAU DE KERVILLE, Les animaux et les végétaux lumineux.
GAUDRY (A.), Les ancêtres de nos animaux dans les temps géologiques.
GIROD (Paul), Les sociétés chez les animaux.
HAMONVILLE (Baron d'), La vie des oiseaux, scènes d'après nature.
HOUSSAY (F.), Les industries des animaux.
JOURDAN (E.). Les sens chez les animaux inférieurs.
KNAB, Minéraux utiles et exploitation des mines.
LOCARD (A.), L'Huître et les mollusques comestibles, histoire naturelle, culture industrielle, et hygiène alimentaire.
LORET (Victor), L'Égypte au temps des Pharaons, la vie, la science et l'art.
PERRIER (Ed.), Le transformisme.
QUATREFAGES (A. de), Les Pygmées ; les Pygmées des anciens d'après la science moderne, les Négritos ou Pygmées asiatiques, les Négrilles ou Pygmées africains, les Hottentots et les Boschimans.
RENAULT (B.), Les plantes fossiles.
SAPORTA (Marquis G. de), Origine paléontologique des arbres cultivés ou utilisés par l'homme.
SICARD (H.), L'évolution sexuelle dans l'espèce humaine.
TROUESSART, La Géographie zoologique.

LYON. — IMPRIMERIE PITRAT AINÉ, 4, RUE GENTIL

L'ÉVOLUTION

6823 T

DES

Formes Animales

Avant l'apparition de l'homme

PAR

FERNAND PRIEM

ANCIEN ÉLÈVE DE L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES, PROFESSEUR AU LYCÉE HENRI IV

Avec 175 figures intercalées dans le texte

PARIS

LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE ET FILS

RUE HAUTEFEUILLE, 19, PRÈS DU BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1891

Tous droits réservés

PRÉFACE

Nous nous proposons ici de passer en revue toutes les formes animales découvertes dans les couches géologiques. Les documents paléontologiques sont aujourd'hui assez nombreux pour qu'on puisse entreprendre de les classer et d'en tirer des conclusions générales.

Dans un premier chapitre nous exposons les principes qui nous autorisent à affirmer que le monde animal a subi une évolution progressive. Cette évolution a commencé avec les premiers âges géologiques et se continue de nos jours.

Nous montrons, dans la suite des chapitres, qu'il est généralement possible de mettre en évidence les différents termes de l'évolution d'un genre, d'un ordre, d'une classe. Mais un fait important se dégage de l'ensemble des documents paléontologiques. C'est que les divers embranchements entre lesquels se répartissent toutes les formes actuelles existaient dès le début des périodes géologiques. Dans les terrains primaires déjà il y avait des Protozoaires, des Spongiaires, des Cœlentérés, des Echinodermes, des Vers, des Arthropodes, des Mollusques, des Vertébrés. Toutes les formes fossiles se laissent ranger dans ces embranchements, et même il n'est pas nécessaire de créer pour elles de classes nouvelles. Il suffit d'intercaler quelques ordres nouveaux dans le tableau des ordres existants. Cela met encore mieux en évidence ce grand fait de l'évolution. Il n'y a pas eu de changements brusques dans le monde animal mais seulement des modifications lentes.

Quant à l'origine des embranchements elle nous est absolument inconnue. On peut supposer qu'ils proviennent d'une ou plusieurs formes simples qui ont divergé dès l'origine des temps géologiques. Les recherches futures à la base du cambrien et dans les couches qui le supportent et qui jusqu'à présent se sont montrées azoïques, nous réservent sans doute bien des découvertes. L'embryogénie nous éclairera sans doute aussi sur la formation des embranchements.

Une autre question à résoudre est celle des procédés de l'évolution. L'observation et l'expérience devront pour cela déterminer la part des différents facteurs : lumière, température, alimentation, et celle des besoins et des habitudes des animaux. Mais la Géologie devra aussi, pour permettre de résoudre pleinement la question, nous révéler les conditions d'existence, de climat aux différentes époques, ce qui est d'ailleurs son but suprême.

Nous nous sommmes surtout attachés à démontrer l'existence d'une évolution progressive pour les formes les plus inférieures du monde animal, car jusqu'à ces derniers temps elles se prêtaient moins bien à cette démonstration que les formes supérieures.

Les nombreuses figures qui accompagnent le texte seront d'un puissant secours pour convaincre le lecteur. Elles représentent les principaux types et les principales formes de transition.

Nous avons fait tous nos efforts pour rendre la lecture de cet ouvrage facile à tous ceux que préoccupent les questions importantes que nous avons abordées.

F. PRIEM.

25 avril 1891.

TABLE DES MATIÈRES

I. La Paléontologie et la théorie de l'Evolution 9

Succession des formes. Développement progressif. Théorie de l'Evolution. Formes persistantes. Formes de passage. Formes associées. Méthode de recherche. Imperfection des archives paléontologiques, 9.

II. Les Protozoaires et les Spongiaires 21

I. *Protozoaires*. Foraminifères, 21 ; Organismes problématiques. Eozon canadense, 24; Radiolaires, 32. — II. *Spongiaires*, 34 ; Eponges siliceuses, 36; Eponges calcaires, 46.

III. Les Cœlentérés 47

I. *Coralliaires*. Polypes. Coralliaires actuels, 49; Coralliaires paléozoïques, Tabulés, 52; Rugueux, 56. — II. *Hydrozoaires*, 71 ; Graptolithes, 71 ; Dictyonema, 73 ; Stromatoporidés, 73.

IV. Les Echinodermes 76

Organisation générale. I. *Cystides*, 77. — II. *Blastoïdes*. Formes faisant passage aux Cystides, 80. — III. *Crinoïdes*, 83; Affinités des Crinoïdes et des Cystides, 85.— IV. *Astéroïdes*, 95; Stéllérides, 95 : Ophiurides, 96. — V. *Echinides*, 98 ; Paléchinides, 100; Evolution des Oursins, 119. — VI. *Holothuries*, 119.

V. Les Vers 121

Organismes problématiques, 121 ; Conodontes, 123.

VI. Les Bryozoaires et les Brachiopodes 125

I. *Les Bryozoaires*, 125 ; Bryozoaires paléozoïques, 127 ; Bryozoaires secondaires et tertiaires, 129. — II. Les *Brachiopodes*, 131 ; Organisation générale, 131 ; Evolution des Brachiopodes, 156 ; Affinités des Brachiopodes et des Bryozoaires, 156.

VII. Les Mollusques : Gastéropodes et Ptéropodes 157

I. *Gastéropodes*. Organisation générale. 157; Gastéropodes paléozoïques, 160 ; Leur descendance, 160; Gastéropodes de l'époque secondaire, 164; Gastéropodes tertiaires et actuels. 167. — II. *Ptéropodes*, 176. Relation des formes fossiles et des formes actuelles. Conulaires, 177.

VIII. Pélécypodes et Scaphopodes 178

I. *Pélécypodes*, 178 ; Origine des Pélécypodes, 181 ; Pélécypodes Paléoconques, 182; Pélécypodes Desmodontes, 183 ; Pélécypodes Taxodontes, 186 ; Pélécypodes Schizodontes, 187; Pélécypodes Dysodontes, 199; Pélécypodes Hétérodontes, 196; Chamacés, 199; Caprinidés, 203. — II. *Scaphopodes*, 208.

IX. Céphalopodes. 209

Organisation générale, 209; Nautile, 210; Spirule, 212. — I. *Tétrabranchiaux*, 212. — II. *Ammonées*, 218 : Ammonées paléozoïques 223 ; Ammonites permo-triasiques, 224 ; Ammonites jurassiques, 227 ; Ammonites crétacées, 230. — III. *Dibranchiaux*, 234 ; Bélemnitidés, 235; Evolution des Céphalopodes, 241.

X. Les Arthropodes. 242

Crustacés. Trilobites, 242; Principaux types de Trilobites, 245 ; Gigantostracés, 246; Crustacés secondaires et tertiaires, 248; Arachnides, 251; Insectes, 252 ; Premières traces d'Insectes dans le Silurien, 252 ; Insectes carbonifères, 252; Insectes de l'époque secondaire, 253 ; Insectes tertiaires, 254; Myriapodes, 257.

XI. Les Vertébrés : Poissons. 259

Poissons paléozoïques, 259 ; Origine et affinités des Poissons paléozoïques, 267; Evolution des Sélaciens, 268 ; Evolution des Ganoïdes, 270 ; Poissons osseux, 271.

XII. Batraciens. 722

Stégocéphales, 272 ; Urodèles, 281 ; Anoures, 282 ; Evolution des Batraciens.

XIII. Reptiles. 284

Reptiles permiens et triasiques, 284; Reptiles nageurs de l'époque secondaire, 287 ; Reptiles secondaires serpentiformes, 297 ; Reptiles volants des temps secondaires, 299 ; Dinosauriens, 302.

XIV. Oiseaux. 311

Origine des Oiseaux, 311 ; Formes reptiliennes. Archacopteryx, 314 ; Oiseaux dentés crétacés, 314; Oiseaux tertiaires et quaternaires, 317.

XV. Mammifères. 319

Origine des Mammifères, 319; Mammifères secondaires, 321 ; Monotrèmes, 326; Marsupiaux, 327; Insectivores, 329; Chauves-Souris, 330; Rongeurs, 330; Carnassiers, 332 ; Pinnipèdes, 339.

XVI. Mammifères Ongulés. 340

Division des Ongulés actuels, 340; Formes primitives des Ongulés, 341 ; Formes disparues, 343. Les Proboscidiens, 347; Evolution des Périssodactyles. Formes primitives, 353 ; Phylogénie des Equidés, 354 ; Evolution des Artiodactyles, 363 ; Les Porcins, 363 ; Les Hippopotames, 364 ; Ruminants, 367.

XVII. Mammifères (Fin). 373

Mammifères marins, 1° Cétacés, 373; 2° Siréniens, 375 ; Edentés. Leur évolution, 377 ; Lémuriens, 380 ; Singes. — Anthropomorphes tertiaires, 382.

FIN DE LA TABLE DES MATIÈRES

L'ÉVOLUTION
DES
FORMES ANIMALES
Avant l'apparition de l'Homme

CHAPITRE PREMIER

LA PALÉONTOLOGIE ET LA THÉORIE DE L'ÉVOLUTION

Succession des formes. Développement progressif. Théorie de l'Evolution. Formes persistantes. Formes de passage. Formes associées. Méthode de recherche. Imperfection des archives paléontologiques.

Succession des formes. — Lorsqu'on explore les diverses couches géologiques, on trouve un très grand nombre de débris ayant appartenu à des organismes; ce sont généralement des ossements et des coquilles, ou encore des empreintes plus ou moins parfaites. L'étude de ces débris constitue la Paléontologie. Cette science s'occupe donc de rechercher tous les restes d'organismes ou *fossiles* des couches géologiques et de reconnaître leur nature, de montrer, à l'aide de l'Anatomie comparée, quels sont les liens qui les rattachent à la nature ' 'ante.

La Paléontologie n'est définitivement devenue une ' 'ence, ou plutôt une branche de la Biologie, que lors- ' 'on fut enfin d'accord, à la fin du siècle dernier, sur la

nature des fossiles. Jusque-là, malgré Bernard Palissy et Sténon, on les regardait encore comme des *jeux de la nature*, et non comme des restes d'organismes ayant autrefois vécu. Sous l'impulsion de Cuvier, la Paléontologie entra dans une voie scientifique; elle s'appuya sur les données de la Zoologie et de l'Anatomie comparée; elle ne fut plus simplement une nomenclature fastidieuse de formes dépourvues de signification.

Comme résultat immédiat des études paléontologiques, il fut établi que la distribution des fossiles n'était pas fortuite, qu'elle était soumise à des lois. Toujours on trouve au même niveau des couches géologiques les mêmes types de fossiles, sinon les mêmes espèces. Si l'on considère toute la série des terrains, la succession des forces animales se présente d'une manière très nette. Ainsi, partout où se montrent les Crustacés appelés Trilobites, on a affaire à des terrains primaires; toutes les couches où l'on trouve des Ammonites appartiennent aux terrains secondaires (sauf quelques exceptions constatées récemment); enfin les Mammifères sont en plein développement à l'époque tertiaire.

Développement progressif. — De plus, cette succession de formes présente un caractère évident de complication croissante. Le développement de chacun des grands types du règne animal est progressif, les formes les plus simples apparaissent d'abord. Ainsi, les premiers Vertébrés qui apparaissent sont les Poissons; les Batraciens et les Reptiles ne se montrent que plus tard, puis les Oiseaux, enfin les Mammifères. Le même fait se présente pour les Invertébrés. Si l'on considère, par exemple, les Arthropodes, ils sont d'abord représentés par des formes relativement inférieures comme les Crustacés; plus tard

seulement apparaissent les Insectes, et parmi ceux-ci les groupes à métamorphoses incomplètes précèdent ceux à métamorphoses complètes. Dans un même ensemble de formes, on constate encore cette progression dans le développement. Les Ammonitidés du carbonifère, comme les Goniatites, ont une ligne suturale simple, elle se complique chez les genres du trias, comme les Cératites, enfin la complication devient extrême et la richesse des formes distinctes extraordinaire jusqu'à l'extinction complète du groupe.

Théorie de l'Évolution. — Ces faits de développement progressif ont été longtemps regardés comme dépourvus de signification. Il en a été ainsi tant qu'on a considéré les faunes qui se sont succédé sur notre planète, comme indépendantes les unes des autres, comme résulant de créations distinctes et répétées. Lamarck et Geoffroy-Saint-Hilaire soupçonnèrent les premiers que les animaux fossiles sont les ancêtres de nos animaux actuels, que ceux-ci en sont sortis par des modifications successives des espèces. Il a fallu la puissante impulsion donnée par Darwin aux idées de transformisme pour faire entrer définitivement ce principe dans la science paléontologique. Nous n'avons pas à rechercher ici le sort qui attend le darwinisme, c'est-à-dire l'ensemble des théories propres à Darwin; nous n'avons pas à montrer que, si la sélection naturelle peut expliquer comment les modifications utiles se conservent, les causes de ces modifications restent encore obscures. Les idées transformistes biront des changements; les naturalistes chercheront plus en plus à démontrer l'influence des milieux et étudieront méthodiquement et scientifiquement cette luence. Les principes de Lamarck et de Darwin s'uni-

ront en une synthèse féconde, comme le montrent déjà les importants travaux de M. Cope en Amérique[1]. Mais ces questions sont en dehors de notre sujet. Nous retenons seulement ici l'idée d'évolution pour l'appliquer à l'étude des formes fossiles. Ces formes doivent être considérées comme unies aux formes actuelles par un lien génétique. Il y a une tendance manifeste pour chaque type à se modifier de plus en plus, et les formes les plus compliquées dérivent des formes les plus simples. Cela n'est vrai cependant que d'une manière générale, et sous l'influence de conditions particulières, il peut y avoir arrêt de développement et régression.

Formes persistantes. — Quand on considère l'ensemble des fossiles et qu'on les compare les uns aux autres ou aux espèces actuelles, alors se dégagent de toutes ces observations un certain nombre de faits généraux qui démontrent l'existence d'une évolution. L'un des plus remarquables est la persistance d'un certain nombre de formes à travers les divers âges géologiques. Les Lingule, les Discines se sont perpétuées depuis les temps primaires jusqu'à l'époque actuelle sans modification sensible, bien qu'elles aient émis en quelque sorte des rameaux d'où sont sorties des formes nouvelles. Les Nautiles ont persisté de la même manière. Dans nos mers actuelles, on trouve des Térébratules à peine différentes de celles de la craie blanche. Dans les grandes profondeurs océaniques, on a constaté l'existence de Crustacés rappelant singulièrement les Éryons jurassiques et aussi des Oursins à plaquettes mobiles comme certaines espèces de la craie, et les Oursins paléozoïques

1 Voir Cope : *Origin of the Fittest*, New-York, 1887.

Cela nous montre qu'il n'y a pas eu transformation brusque, qu'il y a eu véritablement évolution lente dans le changement des faunes, notion importante encore corroborée par ce fait que toutes les formes fossiles peuvent entrer facilement dans les cadres de nos classifications zoologiques. Depuis les périodes géologiques les plus anciennes, pas un de ces types fondamentaux reconnus par Cuvier et qui ont servi à établir les embranchements et les sous-embranchements du règne animal, n'est venu s'adjoindre aux types actuels.

Formes de passage. — Un autre fait qui vient à l'appui de la théorie de l'évolution, c'est l'existence dans les couches géologiques de formes de passage faisant transition d'un groupe à un autre. Elles attestent la parenté des deux groupes. Par exemple, il existe toute une série de genres qui relient les groupes aujourd'hui séparés des Tapirs et des Chevaux. Quand on considère les membres on a toutes les gradations depuis les pattes à trois doigts du *Palaeotherium* (fig. 1), jusqu'à celle à un doigt unique du *Cheval* (fig. 2 et 3); le doigt médian prend un développement de plus en plus grand, tandis que les doigts latéraux s'atrophient. Ils ne touchent plus le sol chez l'*Hipparion* (fig. 2 et 3) et ne sont plus représentés chez le Cheval que par deux stylets grêles cachés sous la peau. Nous trouvons ici l'action des conditions d'existence, de l'usage et du non-usage des parties de l'organisme. C'est là qu'il faut chercher l'explication des organes rudimentaires, et en particulier celle des modifications des embres et des dents chez les Ongulés, comme le fait pe, en suivant les traces de Lamarck.

Les Reptiles nous fournissent, comme on le verra plus rd, de nombreuses formes de transition qui les unis-

sent aux Batraciens, qui relient entre eux leurs différents groupes, ou qui les rattachent aux Oiseaux. Ceux-ci ont avec les Reptiles des rapports de parenté; ils en sont dérivés comme le montre tout particulièrement l'*Archaeo-*

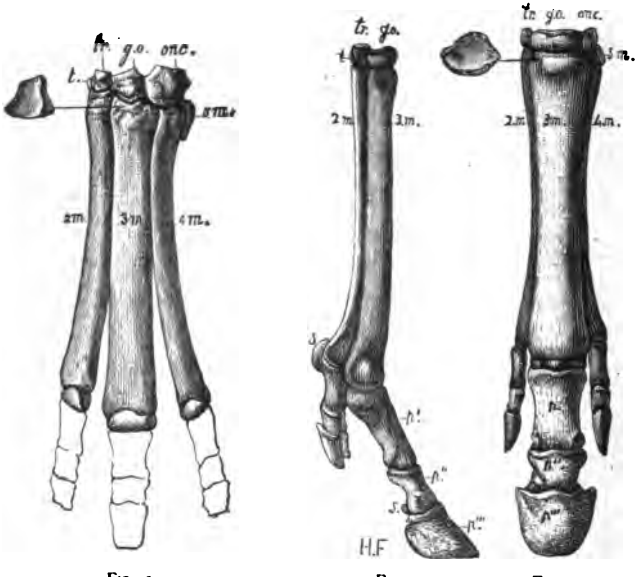


Fig. 1. Fig. 3. Fig. 2.

Fig. 1. — Patte de devant gauche du *Palaeotherium medium* : *t*, trapèze; *tr*, trapézoïde; *g.o*, grand os; *onc*, onciforme; 2*m*, 3*m*, 4*m*, 5*m*, les 2e, 3e, 4e, 5e métacarpiens (Gaudry).

Fig. 2 et 3. — Patte de devant gauche d'*Hipparion gracile*, vue de face et du côté intérieur à 1/5 de grandeur. Mêmes lettres que dans la figure précédente : *p'*, *p''*, *p'''*, phalanges; *s*, os sésamoïdes. On a représenté à part la face supérieure du troisième métacarpien (Gaudry).

pteryx de Solenhofen. Cet animal avait des dents; les ailes étaient terminées par des doigts armés de griffes; sa longue queue de Lézard était couverte de plumes.

Ces formes de passage n'existent pas seulement chez

les Vertébrés. On en trouve de très nombreuses chez les Invertébrés ; citons en particulier celles qui unissent les Cystidés aux divers autres groupes d'Échinodermes : Oursins, Étoiles de mer, Crinoïdes, Blastoïdes. Citons aussi celles qui relient les unes aux autres les diverses

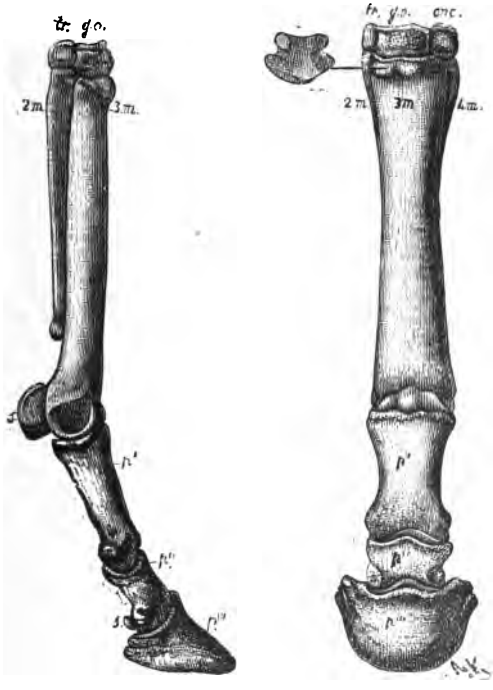


FIG. 4 et 5. — Patte de devant gauche du Cheval, vue de face et sur le côté intérieur (Gaudry).

familles d'Ammonitidés. Nous n'insistons pas davantage, dans cette introduction, sur les formes de transaction, car l'effet du présent ouvrage est de les mettre en évidence.

Formes associées. — Dans la nature actuelle on trouve très souvent des passages insensibles d'une espèce à une autre voisine, de sorte qu'il est impossible parfois de dire

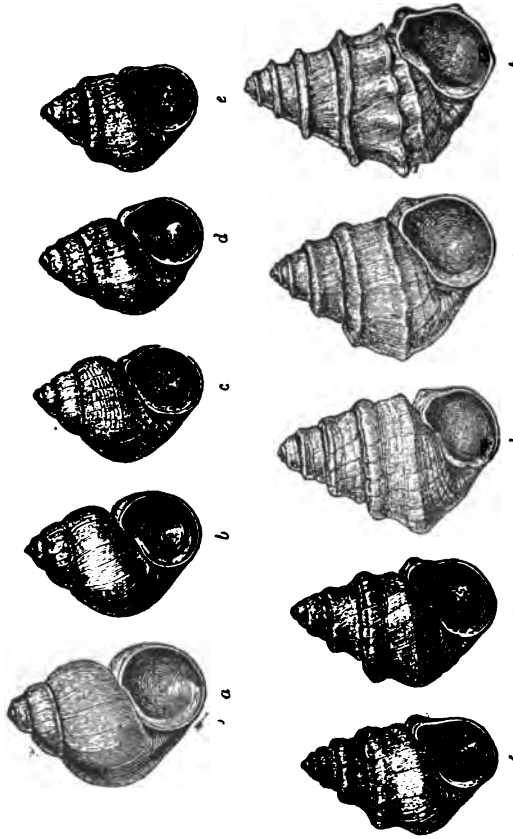


FIG. 6. — Série de formes des Paludines des couches d'eau douce de Slavonie: *a*, *Paludina (Viviparа) Neumayri* des couches les plus profondes; *k*, *Paludina (Tulotoma) Hœrnesi* des couches les plus récentes; de *b* à *i*, formes intermédiaires (figure empruntée à Neumayr).

où la première finit et où la seconde commence. Ce faits sont de la plus haute importance au point de vue de la théorie de l'évolution. Les formes aussi intimement

associées ont évidemment une origine commune. Or, elles nous sont fournies aussi bien par la Paléontologie que par l'étude de la nature vivante. Il suffira de citer ici quelques exemples. Le genre Paludine (fig. 6), étudié par Neumayr, dans les couches d'eau douce de la Slavonie, est tout spécialement intéressant.

Les couches inférieures subpléocènes de Slavané contiennent la *Paludina Neumayri*, et les couches supérieures la *Paludina Hœrnesi*. Les dépôts intermédiaires fournissent toute une série de transitions reliant étroitement les deux formes extrêmes. De même, comme l'a montré Hœrnes, la *Cancellaria cancellata* du miocène du bassin de Vienne diffère des individus de la même espèce qui vivent actuellement; mais le passage se fait d'une manière très nette par les coquilles trouvées dans le pliocène, de même encore l'Ammonite du lias supérieur appelée *Phylloceras heterophyllum* présente, lorsqu'on considère sa ligne suturale si compliquée, toute une série de mutations étroitement unies.

Méthode de recherches. — Ce qui précéde nous fournit le principe d'une méthode pour les recherches de la généalogie des différentes formes animales. On doit comparer attentivement les uns aux autres les genres d'une même famille ou deux familles d'un même groupe. S'il existe dans la première des genres dont les caractères ne sont pas tranchés et rappellent ceux de la seconde, si en outre la seconde famille est géologiquement plus ancienne que la première, on en conclura que celle-en est la souche, ou au moins que les deux familles rtent d'une souche commune. De proche en proche, ı arrive ainsi, en remontant le cours des âges géologi-ıes, à établir la filiation du groupe. Dans cette recher-

che, on peut souvent utiliser l'importante loi formulée par Muller; d'après cette loi, le développement ontogénique reproduit dans ses traits principaux le développement phylogénétique; en d'autres termes, quand on considère les stades du développement d'une espèce, on trouve dans les plus jeunes de ces stades des caractères identiques à ceux des formes par lesquelles est passée l'espèce dans les temps géologiques antérieurs pour arriver à son état présent. Un exemple permettra de préciser cette loi. Dans le genre d'Ammonites appelé *Perisphinctes*, on voit sur les différents tours de la coquille des côtes nombreuses. Dans un autre genre plus récent, les côtes deviennent indistinctes, tandis que l'on trouve sur chaque tour une série de nodosités sur le côté externe et même une seconde série sur le côté interne. Ce genre est le genre *Aspidoceras*; dans certaines espèces, les nodosités externes, puis les nodosités internes disparaissent et la coquille peut devenir entièrement lisse (*A. cyclotum* du tithonique). Or, sur les jeunes échantillons, on voit les nodosités externes, puis sur d'autres encore plus jeunes, les nodosités internes, et même chez des individus tout petits, on voit les côtes des *Perisphinctes*. Sur un même échantillon, suivant que les tours sont plus ou moins récents (les plus anciens sont les plus internes), on voit l'une ou l'autre ornementation. On a ici un exemple où intervient la loi de Müller. Le genre *Aspidoceras*, très commun dans le jurassique supérieur, a pris naissance du genre *Perisphinctes* qui abonde dans le jurassique moyen.

Imperfection des archives paléontologiques. — La méthode de recherches que nous avons exposée a conduit déjà à des résultats importants. Ils sont encore incomplets

toutefois, ce qui tient à l'imperfection des archives paléontologiques. Cette imperfection tient à bien des causes, que Darwin a longuement et magistralement exposées[1]. Nous n'avons encore exploré scientifiquement qu'une faible partie de notre planète. L'Europe seule, et encore dans certaines de ses parties, a été étudiée au point de vue paléontologique, ainsi que l'Amérique du Nord. Presque toute l'Afrique, l'Asie, l'Autralie restent encore à connaître. On n'a guère décrit jusqu'à présent plus de cinquante mille espèces de fossiles, ce qui est peu de chose comparé au nombre des espèces de la nature actuelle. La fossilisation en outre exige des conditions particulières des organismes et du milieu, qui sont rarement remplies. Enfin, les mers nous cachent la plus grande partie de notre planète et recouvrent ainsi de nombreuses couches fossilifères. Quoi qu'il en soit, les lacunes paléontologiques se comblent rapidement. Il suffit souvent de l'activité de quelques chercheurs, parfois même d'un seul homme pour livrer à la science d'inestimables documents. C'est ainsi que Barrande explora le silurien de Bohème pendant quarante ans et mit au jour près de la moitié des fossiles siluriens actuellement connus. C'est ainsi encore que deux infatigables chercheurs, Cope et Marsh explorent les couches secondaires et tertiaires de l'ouest des États-Unis et ont fait connaître une immense quantité de formes importantes au point de vue de l'évolution. Malgré leur imperfection relative, on peut déjà mettre en œuvre les matériaux rassemblés par les éontologistes. Bien des naturalistes ont entrepris de coordonner et de tirer de ces documents épars des

Darwin, *l'Origine des espèces.*

conclusions générales. Il faut citer en particulier M. Gaudry dont le beau livre : *les Enchaînements du monde animal dans les temps géologiques* est aujourd'hui classique[1] et Melchior Neumayr, dont la mort prématurée laisse inachevée l'œuvre remarquable publiée sous ce titre : *Die Stämme des Thierreichs* (Vienne et Prague, 1889). Dans les pages qui suivent, nous exposons pour les différents types animaux ce que la paléontologie nous a jusqu'ici révélé de leur évolution.

CHAPITRE II

LES PROTOZOAIRES ET LES SPONGIAIRES

I. *Protozoaires*. Foraminifères. Forme de la coquille. Structure de la coquille. Formes typiques. Organismes problématiques : *Eozoon canadense*. Succession géologique des Foraminifères. Foraminifères secondaires et tertiaires. Radiolaires. — II. *Spongiaires*. Squelette des Éponges. Classification. Éponges siliceuses : 1° Lithistides. 2° Hexactinellides. 3° Tétractinellides. 4° Monactinellides. Eponges calcaires.

I. PROTOZOAIRES

Les Protozoaires sont les animaux les plus simples. Ils sont microscopiques et consistent en une masse protoplasmique à peine différenciée ; ils ne possèdent pas d'organes spécialisés. Les Protozoaires qui se sont conservés à l'état fossile, sont naturellement ceux qui possé-

[1] M. Gaudry, membre de l'Institut, professeur au Muséum, a bien voulu m'autoriser à reproduire plusieurs des figures de son grand ouvrage : *Enchaînements du monde animal*. Je me fais un devoir de lui en exprimer toute ma reconnaissance.

daient une coquille, c'est-à-dire les Foraminifères et les Radiolaires.

Foraminifères. — Les Foraminifères tirent leur nom de ce que leur coquille est percée d'une on plusieurs ouvertures permettant le passage de prolongements protoplasmiques du corps ou pseudopodes. Cette coquille est généralement calcaire; elle peut aussi être formée de grains de sable agglutinés par l'animal.

Forme de la coquille. — La coquille présente des formes très diverses; sur cette considération de la forme, Alcide d'Orbigny avait basé autrefois une classification

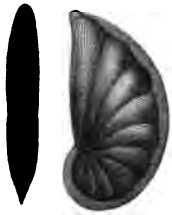


FIG. 7. — *Cristellaria reniformis*, de profil et de face.

FIG. 8. — *Alveolina Quoyi.*

s Foraminifères. Il distinguait : 1° les *Monostègues* où coquille ne se compose que d'une seule loge (ex.: *Lana)*; 2° les *Stichostègues* où il y a plusieurs loges communiquant entre elles et disposées sur une ligne droite

(ex. : *Nodosaria)*; 3° les *Hélicostègues* où les loges sont réunies de manière à former une spirale (ex.: *Cristellaria*, fig. 7); 4° les *Cyclostègues* chez lesquels les chambres forment des cercles concentriques (ex.: *Orbitolites* et *Alveolina*, fig. 8); 5° les *Enallostègues* chez lesquels les loges sont disposées en deux lignes alternes (ex. : *Textularia)*; 6° les *Entomostègues* où elles forment deux rangs enroulés en spirale (ex.: *Amphistegina)*, enfin, 7° les *Agathistègues* chez lesquels les loges sont pelotonnées (ex.: *Globigerines)*.

En réalité, il y a de nombreuses transitions de forme entre les divers groupes. Ainsi, entre la *Glandulina* à coquille droite et la *Cristellaria* à coquille spiralée, vient se placer la *Dentalina* qui est simplement courbe.

De plus, l'apparence extérieure ne suffit pas pour la connaissance de la forme de la coquille. MM. Munier-Chalmas et Schlumberger ont pu, à l'aide de coupes ingénieusement faites à travers les coquilles des Foraminifères, mettre en évidence des formes de transition. Ainsi, dans *Idalina antiqua*, de la craie des Martigues, il y a des individus qui extérieurement ont une loge, d'autres deux, trois, quatre, cinq. Ce sont de simples phases de développement. Un individu qui extérieurement est monostègue peut présenter sur une coupe plusieurs loges qui se recouvrent, et la forme extérieure dépend de la manière dont se fait le recouvrement quand les loges grandissent.

Structure de la coquille. — Carpenter a classé les Foraminifères d'après la structure de leur coquille. Il distingue les *Perforés* et les *Imperforés*. Les *Perforés* sont ceux dont la coquille calcaire est poreuse, hyaline et toute criblée de trous pour le passage des pseudopodes.

Les *Imperforés*, au contraire, ont une coquille calcaire opaque, d'éclat porcelanique et ne présentent qu'une seule ouverture par laquelle sortent tous les pseudopodes. Aux Imperforés se rattachent les *Agglutinants*, couverts d'une carapace formée surtout de grains de sable, et ne présentant pas de pores.

Cette classification a été longtemps acceptée. Mais ici, aussi, il y a des transitions. Ainsi, le genre *Nubecularia* possède une coquille tantôt sableuse et tantôt calcaire; le genre *Cornuspira* est tantôt poreux, tantôt compact; le genre *Verneuilina*, généralement siliceux est cependant calcaire dans le lias moyen de l'Indre. Enfin, les deux grandes divisions des *Perforés* et *Imperforés* présentent de nombreux genres absolument semblables par la forme; toute la différence se trouve dans la structure. C'est ce que montre le tableau suivant :

IMPERFORÉS		PERFORÉS
Nodosinella	correspond à	*Nodosaria*
Cornuspira	—	*Spirillina*
Alveolina	—	*Fusulina*
Orbitolites	—	*Orbitoïdes*
Endothyra	—	*Rotalina*

Formes typiques. — Cette difficulté que l'on éprouve à classer les Foraminifères d'après la structure, et la difficulté tout aussi grande de délimiter nettement les divers genres, qui passent insensiblement les uns aux autres, ont conduit Neumayr à proposer tout récemment une nouvelle classification. Il distingue un certain nombre formes typiques auxquelles il rattache les autres, l'elles soient perforées, imperforées ou agglutinantes. considération de la structure passe ici au second n,

Les formes typiques de Neumayr sont les suivantes :

Types Cornuspira. — Coquille spiralée dans un même plan. Formes agglutinantes (ex. : *Ammodiscus).* Formes imperforées (ex. : *Cornuspira, Miliolides).* Formes perforées (ex. : *Spirillina).*

Type Textularia. — Formes perforées en agglutinantes composées de chambres disposées en deux ou trois séries alternantes.

Type Lituola. — Formes composées de chambres placées à la suite les unes des autres en une série qui s'enroule en spirale. Il y a des formes agglutinantes (ex. : *Lituola, Endorytra);* d'autres Perforées comme les *Nodosaria, Globigerina, Orbulina, Rotalina, Orbitoïdes, Nummulites.*

Type Fusulina (fig. 9). — Coquille enroulée symétri-

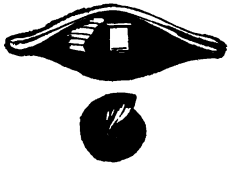


FIG. 9. — *Fusulina cylindrica* grossie, en long et en travers.

quement en spirale; le dernier tour seul est visible, souvent la forme est cylindrique ou en fuseau. Il y a des espèces imperforées *(Fusulinella)* et d'autres perforées *(Fusulina, Schwagerina).*

Organismes problématiques. —*Eozoon canadense.* — Les Foraminifères sont les êtres les plus simples conservés l'état fossile. Il est donc naturel et conforme à la théori de l'évolution de les rencontrer dans les couches fossi lifères les plus anciennes, dans celles où la vie a com

mencé, s'est essayée en quelque sorte. On les trouve en effet dans les terrains primaires. Mais il y a au-dessous de ces terrains toute une succession d'assises puissantes où jusqua présent on n'a rencontré aucune trace authentique d'organismes. Ce sont les schistes cristallins. Ils ont été toutefois tellement modifiés par le métamorphisme, ils sont si injectés de roches éruptives, qu'on s'explique facilement le manque d'organismes. Ceux-ci ont pu disparaître ou devenir méconnaissables. Les nombreux

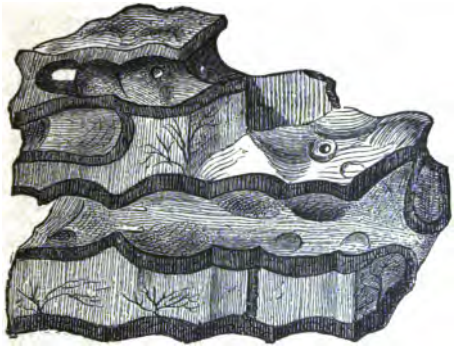


FIG. 10. — *Eozoon canadense.*

dépôts de graphite qu'on y rencontre ne peuvent guère s'expliquer autrement ; ils ont probablement une origine organique. On a exploré ces couches si anciennes dans l'espoir de trouver des restes d'animaux et de végétaux et d'après Carpenter et Dawson, ces restes existent. Dawson, en 1858, annonça la découverte dans les schistes cristallins du Canada d'un Foraminifère qu'il appela *Eozoon canadense* (fig. 10). Ce fossile se présente sous forme de masses discoïdes irrégulières composées de lamelles nombreuses alternantes de serpentine verte

et de calcite blanche. Les lamelles de serpentine présentent des étranglements comme si elles étaient formées d'une série de globules soudés entre eux. D'après Dawson, les parties vertes de l'*Eozoon* représenteraient les loges d'un Foraminifère qui auraient été remplies postérieurement par la serpentine. Carpenter et plusieurs naturalistes ont émis la même idée. Il y a, en outre, des filons de serpentine réunissant transversalement les diverses rangées et qui seraient des canaux de communication.

Pour d'autres naturalistes comme King et Carter, il s'agit tout simplement d'une concrétion minérale, qu'on retrouve d'ailleurs en bien des localités, en Bavière, en Silésie, dans les Pyrénées, etc. C'est aussi la conclusion de Möbius. La bordure des étranglements est formée de petites fibres, où l'on a voulu voir la représentation d'une muraille percée de pores, semblable à celle des Foraminifères actuels; mais d'après Möbius, cette prétendue muraille ne serait qu'un revêtement de petits cristaux de chrysotile provenant de la décomposition de la serpentine.

Quoi qu'il en soit, les concrétions qualifiées du nom d'*Eozoon* sont encore si peu nombreuses, et si mal conservées qu'il est sage de faire des réserves et de ne pas trancher définitivement la question.

Succession géologique des Foraminifères. — Foraminifères primaires. — Les Foraminifères ont paru dès le début des temps primaires. On trouve des *Dentalina (Nodosaria)* d'une nature indiscutable dans le grès d Caradoc (silurien inférieur) ; leur coquille se compose d plusieurs chambres disposées en ligne légèrement courb et perforées. Les *Lagena*, qui sont monostègues et per

forées, ayant une simple chambre en forme de bouteille, vivent déjà dans le silurien. Les deux genres précédents vont se perpétuer à travers toutes les périodes géologiques et arriver jusqu'à notre époque, présentant ainsi un rare exemple de constance de forme.

Dans le carbonifère, les Foraminifères sont abondants. Parmi les Agglutinants, on remarque surtout les *Saccamina*, dont les chambres isolées ou réunies en file ont une paroi épaisse, sableuse, parcourue par des canaux larges et irréguliers. Ces petits êtres sont parfois assez nombreux pour caractériser des couches spéciales dans le carbonifère d'Écosse *(couches à Saccamina)*. Dès le carbonifère apparaît une des familles les plus élevées, celle des *Fusulinides*. Elle l'emporte sur la plupart des autres par le degré de complication de la coquille. Celle-ci, qui est perforée, se compose d'un grand nombre de chambres disposées en une spirale dont le dernier tour est seul visible. La forme est généralement celle d'un fuseau ou d'un cylindre. A la surface se trouvent de nombreux sillons longitudinaux répondant aux lignes de séparation des rangées de loges. Il y a une fente centrale ou une série d'ouvertures arrondies. La longueur de la coquille est de 10 à 12 millimètres. Ces Foraminifères constituent, en Russie, un calcaire blanc, crayeux, le calcaire à *Fusulines*, qui est l'équivalent marin de la houille. Les Fusulinides disparaissent à l'époque permienne. Leur vie a été très courte. Nous constatons d'ailleurs, à bien des reprises, que les formes les plus [illegible]fectionnées d'un type animal ont généralement une [illegible]tence bien moins longue que des formes moins éle[illegible]s, comme s'il leur eût été plus dificile de trouver [illegible] conditions de vie favorables.

Foraminifères secondaires et tertiaires. — Les Foraminifères continuent à se développer pendant la période secondaire, mais il est difficile d'en établir la généalogie, car des formes simples se montrent en même temps que des formes plus compliquées et des Perforés en même temps que des Imperforés.

Parmi les Imperforés, il faut citer les *Cornuspira* à coquille simple, non cloisonnée, enroulée en spirale dans un plan. Elles apparaissent au trias, sont abondantes dans le jurassique, très nombreuses dans la craie et existent encore aujourd'hui.

Les *Globigérines* (fig. 11) apparaissent dans le crétacé; elles consistent en petites loges agglomérées d'une manière irrégulière et percées de pores relativement très larges. Ces organismes sont assez nombreux dans la craie, surtout dans la craie marneuse.

Les *Miliolides* imperforées, à coquille porcelanique, apparaissent dans les terrains secondaires, mais prennent tout leur développement dans les terrains tertiaires et à l'époque actuelle. Ces Foraminifères, qui n'ont que la grosseur d'un grain de millet (de là leur nom), sont extrêmement abondants dans certaines assises du calcaire grossier *(Calcaires à Miliolites)*. Ils sont formés de chambres qui se recouvrent les unes les autres, de sorte qu'un certain nombre seulement sont visibles à l'extérieur. Il y en a deux visibles dans les *Biloculina*, trois dans les *Triloculina*, cinq dans les *Quinqueloculina* (fig. 12).

Les Foraminifères les plus compliqués et les plus grand sont les *Nummulites* (fig. 13). Elles se présentent so forme de disques aplatis rappelant les pièces de monnai ce qui leur a valu leur nom. Beaucoup de ces coquil

ont simplement la grosseur d'une lentille, mais certaines espèces atteignent un diamètre de 6 centimètres.

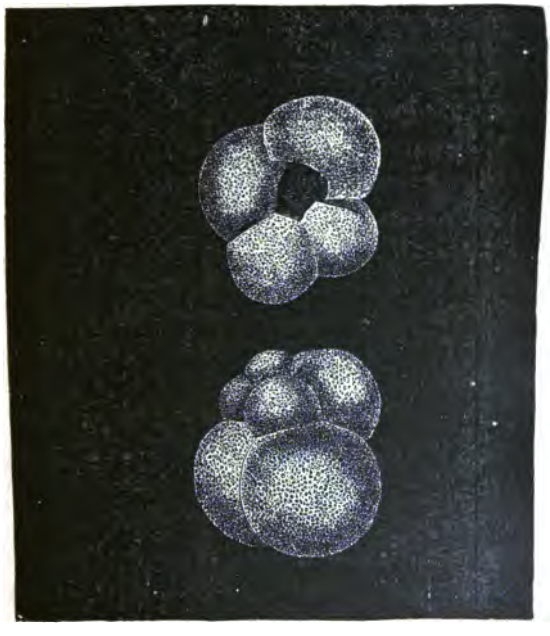


Fig. 11. — *Globigérines* (grossies).

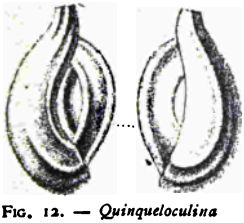


Fig. 12. — *Quinqueloculina Maria* (miocène).

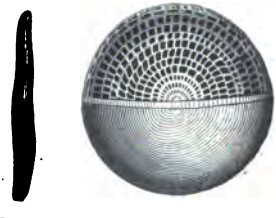


Fig. 13. — *Nummulites Puchii*, de profil et de face.

La coquille est perforée; une coupe permet d'y reconnaître toute une série de chambres disposées en spirale;

les cloisons laissent à leur partie médiane une petite fissure par laquelle les loges communiquent entre elles. Les cloisons sont relativement épaisses, et les dépôts calcaires qui remplissent ces cloisons et qui recouvrent l'extérieur de la coquille portent le nom d'intersquelette; ils sont parcourus par tout un système compliqué de canaux anastomosés, où pénétrait le protoplasma de l'animal. Le genre *Nummulites* ou *Nummulina* est très ancien; on en trouve une espèce dans le carbonifère *(N. Pristina)*, et des restes douteux dans le jurassique. C'est dans le tertiaire ancien qu'il se présente avec un

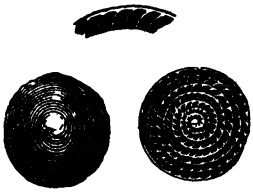


FIG. 14. — *Nummulites laevigata.*

développement vraiment extraordinaire. Le calcaire grossier de Paris en contient de nombreuses espèces de petite taille *(Nummulites laevigata, N. Lamarcki)* (fig. 14).

L'éocène du pourtour de la Méditerranée, de la Perse, de l'Asie centrale consiste en un calcaire tout rempli de Nummulites *(Formation nummulitique)*. Le calcaire d'Égypte qui a servi à la construction des pyramides, en est littéralement pétri *(N. Gizehensis)*. C'est dans la formation nummulitique qu'on trouve les espèces de grande taille. La *N. Gizehensis* est une des plus volumineuses son diamètre est celui d'une pièce de deux francs Ces Foraminifères si développés dans l'éocène, entrer

bientôt en régression ; ils sont très peu nombreux dans l'oligocène *(N. Vasca, N. Boucheri)*, et ne sont plus représentés aujourd'hui que par une seule espèce vivante *(N. Cuminghi*, Carpenter). Ils ont évolué et ont disparu avec la même rapidité que les Fusulines dans les temps primaires. Ils ont habité les mers chaudes dans la période tertiaire, de même que le Rudistes, parmi les Mollusques les ont peuplées dans la période crétacée et Neumayr remarque que la région du calcaire à Rudistes coïncide presque exactement avec celle du calcaire nummulitique.

Analogie des formes fossiles et des formes actuelles. — Les grandes opérations de sondage effectuées dans ces dernières années, notamment par le *Challenger*, ont démontré que les profondeurs océaniques inférieures à 4000 mètres, sont tapissées par un limon très riche en coquilles de Foraminifères. Ces animaux, toutefois, ne vivent pas dans les profondeurs; on les rencontre nageant à la surface ou à peu de distance de cette surface ; c'est après leur mort que les coquilles tombent au fond et constituent le limon calcaire. Ce dernier ne se trouve plus au-dessous de 4000 mètres, parce que la haute pression de l'eau brise ces coquilles fragiles ou que la teneur de l'eau en acide carbonique augmente, ce qui produit leur dissolution.

Ce limon des grands fonds de l'Atlantique observé au microscope a montré un certain nombre de Foraminifères identiques à ceux de la craie, entre autres *Globigerina bulloïdes, Dentalina communis, Lagena globosa, Pulvinulina, Hastigera*, etc. C'est ce qui a fait dire par Wyville Thomson et Huxley, que la période crétacée se continuait de nos jours au fond de nos océans et que le limon de l'Atlantique était de la craie

en formation. Il faut remarquer toutefois que le limon actuel est beaucoup plus riche en Foraminifères que la craie; celle-ci est constituée surtout par des grains morphes de carbonate de chaux, et les débris de coquilles microscopiques assez communs dans la craie marneuse sont rares dans la craie blanche. MM. Munier-Chalmas et Schlumberger ne croient pas à l'identité absolue des espèces de la craie et des espèces actuelles. L'espèce et même le genre sont difficiles à déterminer chez les Foraminifères et des coquilles semblables à l'extérieur offrent à l'intérieur des différences notables, comme le montrent les coupes microscopiques.

En résumé, les Foraminifères ont persisté depuis les temps géologiques les plus reculés jusqu'à nos jours sans changements notables; beaucoup d'espèces paraissent même s'être continuées sans modifications. — Les groupes les plus élevés, comme les Fusulinides et les Nummulinides ont eu une existence éphémère, et les espèces simples se montrent en même temps que des espèces plus compliquées, ce qui n'a pas permis jusqu'ici de fixer les liens généalogiques qui les unissent.

Radiolaires. — Les Radiolaires sont des Protozoaires dont le corps est plus différencié que celui des Foraminifères. Au lieu d'être une simple masse de protoplasma, ce corps présente une capsule centrale enfermée dans une membrane solide; tout autour se trouve du protoplasma émettant de fins pseudopodes. Il y a un squelette siliceux formé souvent d'une ou plusieurs sphères concentriques, treillissées et présentant des baguettes rayonnantes. Telle est la famille des *Sphaeridés*, comprenant entre autres les genres *Coenosphoera, Staurolonche.*

D'autres Radiolaires constituent la famille des *Discidés*. Leur squelette raccourci suivant un axe est aplati en forme de disque. Le contour est circulaire ou lobé; ex. : *Rhopalastrum* et *Spongocyclia*.

D'autres encore, les *Cyrtidés* ont un squelette ovale ou conique généralement divisé par des étranglements en deux ou plusieurs parties; ex. : *Stichocapsa*.

Les Radiolaires vivent surtout dans les mers largement ouvertes et à une certaine distance des côtes. Quelquefois on trouve leurs coquilles mêlées en petite quantité au limon à globigérines, mais généralement elles se rencontrent au-dessous de 4000 mètres là où les coquilles de Foraminifères n'existent plus : il y a ainsi de vrais limons à Radiolaires; tel est celui que le *Challenger* trouva dans l'océan Pacifique entre les Carolines et les îles des Larrons à une profondeur de 4575 brasses.

De nombreux Radiolaires fossiles ont été recueillis dans les dépôts tertiaires récents de Sicile, d'Oran, des Barbades, des îles Nicobar.

Les Radiolaires ne paraissent pas avoir éprouvé de grands changements depuis le commencement de la période tertiaire. Les divers genres actuels existent dans les couches tertiaires et souvent avec les mêmes espèces; ainsi le *Rhopalastrum lagenosum* du miocène de Sicile vit encore aujourd'hui dans la Méditerranée. Les *Cyrtidés* paraissent plus nombreux dans le tertiaire, qu'à notre époque.

Pendant longtemps on a pensé que les Radiolaires 'avaient apparu que pendant le tertiaire. Il n'y a pas us de vingt ans qu'on les a trouvés dans des couches us anciennes.

Ils existent dans la craie, le jurassique, le trias, et avec leurs caractères actuels. Les *Cyrtidés* sont assez nombreux dans la craie d'Haldem et de Ilsede, près de Hanovre; les *Coenosphaera* sont communes dans le jurassique alpin et dans le crétacé du nord de l'Allemagne.

En résumé, les Radiolaires paraissent avoir été aussi nombreux dans les mers secondaires que dans les mers tertiaires et actuelles.

Ils sont encore peu connus dans les terrains primaires. Rothpletz, en 1880, a trouvé des traces de *Discidés (Spongosphaera)* dans le silurien de Langenstriegis, en Saxe; quelques-uns ont été trouvés aussi dans le carbonifère et le permien.

On ne sait encore rien de positif sur l'évolution des Radiolaires; les divers types actuels datent d'une grande antiquité mais on ne peut les rattacher les uns aux autres; les genres et les espèces sont moins variables et mieux limités que chez les Foraminifères; enfin Rüst énonce comme résultat général que les formes anciennes sont plus grandes et plus fortes que les formes récentes.

II. SPONGIAIRES

Les Spongiaires ou Éponges sont des animaux de forme généralement irrégulière, de consistance molle. Leur corps est soutenu par une sorte de squelette solide. Il y a de nombreuses petites ouvertures : les *pores inhalants*, par lesquels l'eau et les matières nutritives pénètrent dans tout un système de canaux internes qui parcourent le corps. Il y a en outre des ouvertures de sortie moins nombreuses et plus grandes : les *oscules*. Le corps est ainsi parcouru par un courant continu.

Les Spongiaires se séparent des Protozoaires par la structure cellulaire de leur corps; ils se distinguent aussi des Cœlentérés qui seront étudiés dans le chapitre suivant, par l'absence des capsules urticantes, et par leur forme qui n'est pas radiaire ou très imparfaitement radiaire.

Squelette des Éponges. — Classification. — Le squelette des Éponges consiste en petites baguettes ou

Fig. 15. — Squelette d'Éponge siliceuse.

spicules d'apparences variées. Ces baguettes peuvent être disséminées dans le corps mou, mais elles se trouvent aussi réunies les unes aux autres en manière treillis, d'arborisations, etc. (fig. 15), formant ainsi fois une croûte extérieure assez résistante. Les spicules ıt ou bien simples, ou bien divisés en trois, quatre six rayons. Il y a à l'intérieur une cavité centrale

simple et qui se divise en trois quatre, ou six branches suivant le degré de ramification du spicule.

Ces formations squelettiques peuvent être cornées, siliceuses ou calcaires. Par suite, on peut diviser les Éponges en *Myxospongia* ou Éponges molles, sans squelette, *Ceratospongia* ou Éponges cornées; *Silicospongia* ou Éponges siliceuses et *Calcispongia* ou Éponges calcaires.

Les *Myxospongia* et les *Ceratospongia* à cause de leur faible consistance ne se trouvent pas à l'état fossile; on n'a pu leur rapporter jusqu'ici que des restes fort douteux. Au contraire, les Éponges calcaires et surtout les Éponges siliceuses ont une grande importance paléontologique.

Éponges siliceuses. — 1. *Lithistides.* — Les Lithistides sont des Éponges siliceuses particulièrement intéressantes. Leurs spicules le plus souvent se ramifient en forme de racines; ils ont quatre rayons ou une apparence irrégulière. Les extrémités ramifiées des rayons s'accrochent ou s'entrelacent aux spicules voisins, de manière à former un squelette solide et pierreux. Il y a aussi des spicules libres dans le sarcode se présentant avec quatre rayons bifurqués, on les appelle des ancres; il y a aussi des spicules simples et des sortes de disques; tout cela formant souvent à la surface une enveloppe poreuse.

Dans la famille des *Tétracladines*, les spicules sont à quatre rayons très nets, qui peuvent se bifurquer et dont les extrémités sont très ramifiées, chaque rayon est parcouru par un canal. Cette famille est déjà représentée dans le silurien par le genre *Aulocopium*, remarquable par sa forme d'entonnoir. Sur les côtés de

l'entonnoir se voient des interstices en arcs de cercle disposés concentriquement et aussi de fins canaux radiaires partant du fond de l'entonnoir. Cette éponge ne présente pas de pédoncule. Vraisemblablement, elle n'était pas fixée; elle devait être libre comme le sont encore aujourd'hui les larves des Éponges actuellement vivantes. L'*Aulocopium* représente donc un état embryonnaire persistant des Spongiaires.

Les *Tétracladines* subissent ensuite une éclipse comme

Fig. 16. — *Siphonia ficus.*

d'ailleurs les autres Lithistides, juqu'au jurassique et s'épanouissent dans le crétacé supérieur avec les genres *phonia* (fig. 16) et *Jerea* communs dans le cénomaen et le sénonien. Ces Spongiaires ont la forme d'une gue ou d'une poire et sont portés par un pédoncule. ; étaient donc fixés. Souvent l'un des quatre rayons

des spicules est très court et réduit à l'état d'un petit tubercule.

Les *Anomocladines* se distinguent des Tétracladines par ce caractère que les rayons des spicules s'aplatissent et viennent se réunir en un centre élargi en forme de disque. De ce centre partent des rayons plus forts que les autres allant se terminer aux centres des spicules voisins. Les rayons dépassent généralement le nombre de quatre. L'*Astylospongia* se trouve déjà dans le silurien. Elle est de forme sphérique, avec une cavité centrale en forme d'entonnoir. Elle est privée de support, comme l'*Aulocopium* et devait nager librement. Dans le jurassique, le crétacé supérieur, on trouve des Anomocladines, entre autres la *Cylindrophyma* très allongée. Il y en a encore aujourd'hui un représentant vivant : la *Vetulina stalactites* (O. Schmidt).

Les Anomocladines et les Tétracladines se ressemblent tellement, quand on considère leurs formes anciennes, qu'elles ont certainement une origine commune.

Les *Rhizomorines* constituent un troisième groupe de Lithistides. Elles sont caractérisées par des spicules irrégulièrement ramifiés, noueux, allongés dans une seule direction. Ce groupe se montre dans le jurassique avec un grand nombre de genres, telles que *Cnemidiastrum*. Il n'y en a pas dans le crétacé inférieur qui constitue une lacune pour toutes les Éponges siliceuses; ensuite les Rhizomorines reparaissent dans le crétacé supérieur et y prennent un grand développement. Fait remarquable, aucun genre de jurassique ne passe dans le crétacé supérieur, où l'on trouve : *Seliscothon*, *Jereica*, *Verruculina*, etc. Un certain nombre de ces genres se montrent dans le miocène de la province d'Oran et dans nos mers

actuelles. Il y a donc continuité des Rhizomorines depuis le crétacé supérieur.

Il faut remarquer que les Rhizomorines jurassiques sont moins différenciées que les Rhizomorines crétacées; leurs spicules sont moins irréguliers, moins ramifiés, et ne diffèrent pas autant de ceux des autres Lithistides. De plus, chez les anciennes Rhizomorines le canal axial des spicules est simple, tandis que chez les récents il est ramifié, sans être jamais nettement divisé en quatre branches.

Une dernière famille de Lithistides est celle des *Mégamorines*. Les spicules sont allongés dans une même direction comme chez les Rhizomorines, mais ils sont grands, lisses, peu ramifiés et réunis entre eux d'une manière lâche. Le canal axial est simple ou à peine divisé. Les Mégamorines se montrent depuis le carbonifère jusqu'à l'époque actuelle. L'une des espèces les plus importantes est la *Megalithista foraminosa* du jurassique de Nattheim. — Sa forme est cylindrique ou cupulée avec une cavité centrale et des canaux qui traversent la paroi. Les éléments du squelette sont grands, lisses, recourbés et ramifiés. Chez les *Doryderma* de la craie supérieure, la forme est arborescente; la ramification du corps se fait dichotomiquement; la hauteur atteint 40 centimètres. Les éléments squelettiques, longs de 2 millimètres, faiblement ramifiés, se réunissent en un lacis à mailles peu serrées. A l'époque actuelle, se trouve le genre *Lyidium* à spicules très grands.

Les plus anciennes formes de Mégamorines sont moins différenciées que les récentes et si l'on compare les spicules des Mégamorines jurassiques, comme les *Megalista* à ceux des Rhizomorines, il y a une grande res-

semblance. Ce sont des formes parentes qui ont une souche commune, et il est naturel, d'après ce qui précède, de regarder, avec Neumayr, les Tétracladines comme le groupe primitif d'où sont sorties toutes les Lithistides.

Éponges siliceuses. — 2. *Hexactinellides.* — Un groupe d'éponges siliceuses, aussi développé à l'état fossile que les Lithistides, est celui des Hexactinellides. Le calcaire jurassique supérieur de Suisse et d'Allemagne est littéralement pétri des spicules de ces Spongiaires.

Les Hexactinellides tirent leur nom de ce que leurs éléments squelettiques présentent six rayons. Ceux-ci sont réunis en ligne droite deux à deux et constituent ainsi trois axes à angle droit, parcourus chacun par un canal. Les spicules peuvent être isolés, libres dans la chair de l'animal, ou bien s'unir les uns au autres. Alors on voit le rayon d'un spicule se confondre avec le spicule voisin et se souder à lui par un ciment siliceux. Dans ce cas, les canaux des deux rayons ne se confondent pas; ils restent séparés et courent parallèlement. L'union des spicules à six rayons peut donner naissance à un treillage à mailles cubiques (fig. 15). A la surface extérieure, les spicules changent de forme, s'aplatissent, se soudent d'une manière irrégulière, et constituent ainsi une couche spéciale qui enveloppe le corps de l'éponge. Les spicules libres dans la chair prennent part aussi à la formation de cette enveloppe; ils sont très petits et le nombre des rayons varie d'un à six.

Les Hexactinellides se divisent en deux sous-ordre les *Lyssacines* chez lesquelles les spicules sont libres, les *Dictyonines* où ils sont fusionnés.

Les *Lyssacines* se montrent dès le silurien et domine

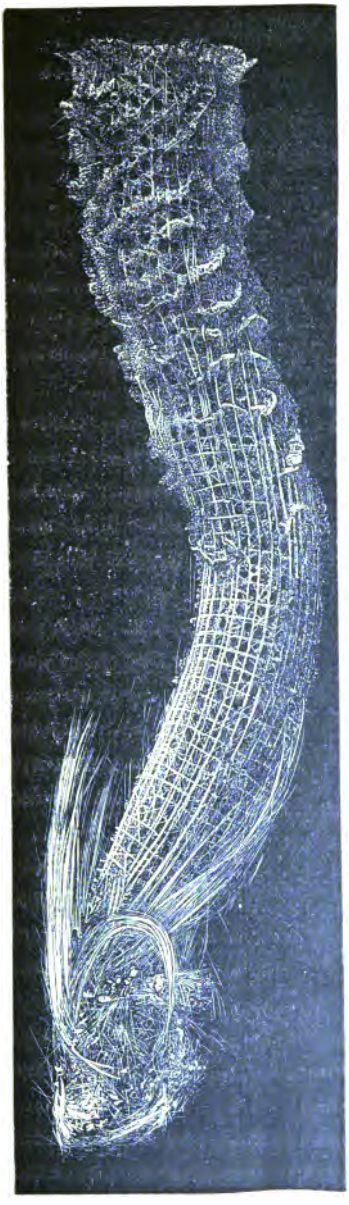


Fig. 17. — *Euplectella aspergillum.*

dans les terrains primaires avec les Lithistides ; tandis que les *Dictyonines* paraissent manquer. Ce sont des Spongiaires des grandes profondeurs ; on les trouve actuellement jusqu'à 2800 brasses. Les plus connues et les plus élégantes de nos mers actuelles sont l'*Euplectella aspergillum* (fig. 17), et l'*Hyalonema Sieboldii*. Le calcaire carbonifère a fourni un genre intimement allié au genre *Hyalonema*. On l'a appelé *Hyalostelia Smithi*. Dans le silurien se trouve le genre *Astæospongia*, et dans le cambrien, on a décrit comme Lyssacine la *Protospongia fenestralis*, dont on connaît encore très peu de chose.

Les Dictyonines sont probablement sorties des Lyssacines. Elles deviennent très abondantes dans le jurassique supérieur. Parmi les genres les plus remarquables se trouvent le *Tremadictyon* et la *Cypellia*. Le premier se présente sous la forme d'une coupe très évasée avec de grandes ouvertures ovales sur les parois. Les spicules, dont les rayons sont très aplatis et dont les nœuds de croisement sont épais, forment un réseau à mailles régulières. Dans la *Cypellia* de forme plus allongée, la paroi est percée de nombreux canaux très fins la traversant de part en part, ce qui n'a pas lieu dans le *Tremadictyon*. Les spicules sont très nets et ceux de la couche extérieure présentent quatre rayons.

Les Dictyonines deviennent rares dans le crétacé inférieur tandis qu'elles prennent une grande extension dans le crétacé supérieur. Très peu de genres passent du jurassique dans le crétacé, entre autre le genre *carticularia*, voisin du *Tremadictyon*.

Ungenre crétacé important est le genre *Ventriculi* ; (fig. 18), en forme d'entonnoir. Sur les deux faces se trouvent des plis longitudinaux, et les parois présentent aus i

des canaux très courts; les nœuds de croisement des spicules sont octaédriques. Chez les *Becksia*, la paroi

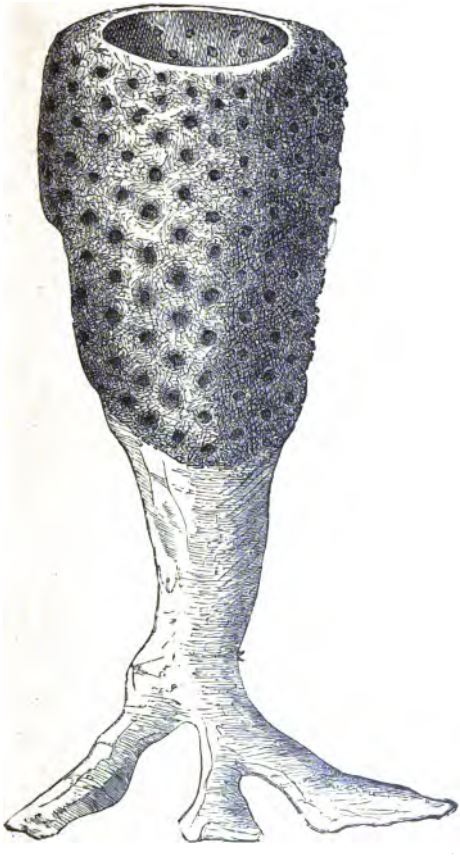


FIG. 18. — *Ventriculites.*

:érieure offre de nombreux prolongements en forme de .ines; les spicules constituent des mailles parfaitement biques. Le genre *Cœloptychium*, voisin des *Ventricu-*

lites, et qu'on n'a trouvé jusqu'à présent que dans le sénonien, a la forme d'un champignon, avec un pied et un chapeau bien distincts.

Les Hexactinellides se montrent en grand nombre dans le miocène d'Oran dont les formes, entre autres les *Aphrocallistes* rappellent les espèces actuelles. Dans le pliocène de Bologne, on trouve aussi des *Craticularia*, ce qui rattache encore les Hexactinellides crétacées aux espèces vivantes.

Ce groupe, comme on l'a vu, est très ancien et remonte au silurien, mais il y a de grandes affinités avec les Lithistides. Le spicule à six rayons ne paraît pas être un élément originel, car dans les Lyssacines paléozoïques, très souvent le nombre des rayons qui partent du centre est irrégulier; il y en a quatre, cinq, six, sept et huit. On peut donc supposer qu'il n'y a pas entre les Lithistides et les Hexactinellides une grande différence et que ces dernières ont pu dériver des plus anciennes Tétracladines et Anomocladines où souvent le nombre des rayons dépasse le nombre de quatre. Les Éponges molles sont peut-être des Hexactinellides dont les spicules ont disparu.

Éponges siliceuses. — 3° *Tétractinellides.* — Les Tétractinellides sont les Éponges siliceuses dont les spicules présentent quatre rayons ; il peut arriver que l'un de ces rayons soit très réduit tandis que les autres se bifurquent, ou encore que l'un des rayons soit très allongé. Ces éléments squelettiques sont disséminés dans la chair, de sorte qu'on ne connaît ces Spongiaires à tat fossile que par des spicules isolés.

Bien des paléontologistes regardent les Tétractinel les comme les formes primitives des Éponges silice es,

mais elles ne commencent qu'avec le calcaire carbonifère tandis que les autres groupes commencent au silurien. Il est donc plus naturel d'admettre, avec Neumayr, que les Tétractinellides dérivent des Tétracladines avec lesquelles elles ont des analogies indiscutables. On trouve beaucoup de spicules de Tétractinellides dans le jurassique, le crétacé et l'éocène. Souvent on trouve des spicules réunis en groupe, par exemple dans des silex creux de la craie.

Éponges siliceuses. — 4° *Monactinellides.* — Les éponges silicieuses les plus simples au point de vue du squelette sont les Monactinellides. Les spicules sont des baguettes non ramifiées; très rarement on en trouve avec eux quelques autres à quatre rayons. Tous ces spicules sont disséminés dans la chair de l'animal. Par suite on ne connaît les Monactinellides fossiles que par leurs éléments squelettiques isolés. On trouve des spicules dans le houiller. Récemment même on a trouvé une Monactinellide dans le silurien supérieur d'Amérique. C'est la *Climacospongia radiata* dont les spicules sont réunis de manière à former un réseau à mailles rectangulaires. Ces spicules étaient vraisemblablement enfermés dans une substance cornée.

Très souvent on trouve dans le crétacé et même dans le silurien des coquilles de mollusques toutes criblées de trous remplis de silice. A l'époque actuelle des perforations analogues sont produites par des Monactinellides ---elées *Cliones*. On attribue à ces mêmes Spongiaires trous des coquilles fossiles.

.es Éponges siliceuses actuelles sont pour la plupart des nactinellides ; elles vivent à une faible profondeur. Il y ıussi des espèces d'eau douce, comme les *Spongilles*.

On trouve des spicules analogues à ceux des Spongilles dans les couches d'eau douce du Purbeck ; ce genre remonterait donc au jurassique supérieur. Beaucoup de naturalistes entre autres Schulze, se basant sur la comparaison des espèces vivantes et sur l'embryologie, pensent que les Éponges cornées dérivent des Monactinellides, que les spicules siliceuses ont disparu progressivement et tandis que la matière cornée se développait.

Quant aux Monactinellides il faut probablement admettre qu'elles sont sorties comme les autres Éponges siliceuses de formes dont les spicules avaient des rayons en nombre variable. Ces formes primitives ont donné naissance aux Tétracladines et aux Anomocladines d'où ont dérivé toutes les autres Lithistides, les Tétractinellides, les Hexactinellides, les Monactinellides; des Hexactinillides seraient sorties les Éponges molles et des Monactinillides seraient sorties les Éponges cornées.

Éponges calcaires. — Les Éponges calcaires sont beaucoup moins importantes que les Éponges siliceuses. Elles ont des spicules en spath calcaire, généralement à trois rayons. Il y a cependant aussi des spicules à quatre, à deux rayons et d'autres simples qui sont droits ou courbes.

Dans les diverses couches géologiques depuis le dévonien jusqu'au crétacé supérieur on trouve un groupe d'éponges calcaires, aujourd'hui disparu, celui des *Pharetrones*. Leur corps, dont la grosseur atteint quelques centimètres, est de structure poreuse. La forme est variable, cylindrique, aplatie, sphérique, en entonnoir, et La paroi est épaisse, les canaux sont irrégulièrement r: mifiés; les spicules à un, trois ou quatre rayons, sont uni en faisceaux compacts anastomosés; ils étaient pr

bablement cimentés par une substance cornée. Certaines Pharetrones étaient en masses compactes, exemple : les *Peronella ;* d'autres comme les *Barroisia* de la craie étaient divisées en segments cylindriques réunis en touffes. Ces Spongiaires sont représentés dans le dévonien par la *Peronella constricta* et se trouvent en grande quantité dans le trias de Saint-Cassian (Tyrol) et dans le jurassique de France, d'Angleterre, de Suisse. C'est dans le crétacé qu'ils sont le plus abondants, par exemple dans le cénomanien du Havre et les couches daniennes de Maëstricht. Les Pharetrones sont absolument inconnues dans le tertiaire, où l'on ne trouve d'ailleurs aucune Éponge calcaire.

Les Calcispongiaires actuelles ne sont représentées aujourd'hui à l'état fossile que par un *Sycon* jurassique *(Protosycon punctatus)*. On n'a aucune donnée jusqu'ici sur la généalogie des Éponges calcaires et sur leurs rapports avec les Éponges siliceuses.

CHAPITRE III

LES CŒLENTÉRÉS

I. *Coralliaires.* Polypes. Coralliaires actuels : 1° Alcyonnaires. 2° Hexacoralliaires. Leur polypier. 3° Hexacoralliaires. Principaux types. Coralliaires paléozoïques : 1° Tabulés. 2° Rugueux ou Tétracoralliaires. Cemparaison des Tabulés et des Alcyonnaires. Evolution des Alcyonnaires. Rapports des Tabulés et des Hexacoralliaires. Rapports des Tétracoralliaires et des Hexacoralliaires. Evolution des Hexacoralliaires. II. *Hydrozoaires.* Graptolithes. Ictyonema. Stromatoporides.

I. CORALLIAIRES

olypes. — Les Cœlentérés sont les animaux dont la c té générale se confond avec la cavité digestive. Ils se

présentent le plus ordinairement sous la forme de *Polypes*, c'est-à-dire de simples sacs munis d'une seule ouverture entourée de tentacules. La cavité du sac est la cavité générale du corps et en même temps sa paroi interne digère les matières nutritives. Dans les tissus de l'animal se trouvent de nombreuses capsules d'où sortent au moindre contact des filaments urticants.

Les Polypes sont généralement des animaux marins. Ils vivent le plus souvent en colonies qui se produisent par bourgeonements répétés sur un Polype primitif et les cavités de tous les Polypes communiquent entre elles.

L'organisation d'un Polype n'est pas toujours aussi simple qu'on vient de la décrire. Il peut se faire qu'à l'intérieur de la cavité générale se trouve un tube ouvert à ses deux extrémités et qui pend au miliéu du sac. On l'appelle le *canal œsophagien*. Il est rattaché aux parois du sac par des replis : les *replis mésentériques*, qui délimitent ainsi des loges se continuant chacune par un tentacule. Le Corail, les Madrépores présentent de ces Polypes relativement compliqués. Ils constituent la classe des *Coralliaires* ou *Anthozoaires*. Au contraire les Polypes les plus simples dépourvus de tube œsophagien et de plis mésentériques ont pour type l'Hydre d'eau douce; ils forment la classe des *Hydrozoaires*,

Dans les tissus des Polypes se développent chez les Coralliaires des parties dures calcaires servant de soutien et de protection. Il se forme ainsi une loge ou calice au fond de laquelle peut se retirer le polype. C donne le nom de *Polypiérites* à ces calices et l'ensemb des parties dures de la colonie de Polypes s'appelle *Polypier*.

A l'époque actuelle, les Coralliaires sont nombreu:

Ils ne peuvent bien se développer pour la plupart que dans les mers chaudes dont la température ne descend pas au-dessous de 20 degrés. Là, ils forment de puissantes colonies auxquelles sont dues les récifs de corail ou récifs madréporiques si communs dans les mers tropicales. Les Coralliaires exigent, pour leur développement, une eau limpide, fortement salée et dont la profondeur ne dépasse pas 20 brasses (37 mètres); c'est pourquoi ils forment sur le soubassement des îles et des côtes des barrières et des récifs annulaires appelés *Atolls*.

Coralliaires actuels. — 1° *Alcyonnaires*. — Un groupe

Fig. 19. — Branche de Corail *(Corallium rubrum)*.

répandu de Coralliaires est celui des *Alcyonnaires* ou *Octoactiniaires*, ainsi appelé parce que les Polypes ont autour de la bouche une couronne de huit tentacules. Les divers Polypes sont unis par un tissu commun le *cénosarque*, parcouru par des canaux qui mettent en relation les cavités générales des divers Polypes. Dans

ce tissu se développent des éléments calcaires ressemblant aux spicules des Lithistides, et qui se réunissent pour former un axe solide supportant toute la colonie.

Tel est le Corail rouge de la Méditerranée *(Corallium rubrum)* (fig. 19).

Dans l'*Heliopora* de l'Océan Indien, le squelette est poreux. Il est parcouru par de grands tubes qui sont les polypiérites. Chaque polypiérite est divisé transversalement par des planchers horizontaux *(Tabulae)*. A l'intérieur de chaque calice, on trouve douze cloisons longitudinales *(septa)* assez courtes. Leur nombre ne correspond pas au nombre des tentacules qui est de huit comme chez le Corail.

Coralliaires actuels. — 2° *Hexacoralliaires.* — *Leur Polypier.* — Les *Hexacoralliaires* ou *Madréporaires* ont un nombre de tentacules égal à six ou à un multiple de six. Leur squelette est compliqué. On distingue d'abord, formant le calice, une enveloppe calcaire : la *muraille* ou *thèque*. Elle pousse vers l'intérieur des lamelles radiales qui correspondent aux intervalles des plis mésentériques; ce sont les cloisons ou *septa*. Vers l'extérieur, la thèque présente des côtes ou bien se couvre d'un dépôt calcaire épais et ridé qu'on appelle l'*épithèque*. Au centre du calice se trouve souvent une petite colonne calcaire : la *columelle* qui peut être entourée d'un cercle de petites baguettes appelées *pali*. Les *septa* peuvent aussi se prolonger de manière à se rencontrer au centre et à former une fausse columelle.

Il y a quelquefois d'autres formations calcaires à l'intérieur du calice. On appelle *synapticules* de fins prolongements horizontaux qui joignent plus ou moins l'une à l'autre deux septa voisines. Ils proviennent d'élargis-

sements locaux des septa sous forme de mamelo finissent par se rencontrer. D'autres fois, il y a des horizontales ou *traverses* qui divisent plus ou moins complètement les espaces interseptaux en étages superposés. Il peut même arriver que ces planchers prennent un grand développement et se montrent avec une grande régularité. On les appelle alors *tables (tabulæ)*.

Les divers Polypes réunis en colonie confondent leurs productions calcaires pour former le polypier. Dans le tissu d'union des Polypes, le *cénosarque*, se développe une masse calcaire qui cimente les polypiérites, c'est le *cénenchyme*. Il peut être assez développé pour entourer les polypiérites et rendre leurs limites peu distinctes. Dans d'autres cas, les polypiérites restent bien distincts jusqu'à leur partie inférieure et le polypier ressemble alors à un faisceau ou à un buisson.

Coralliaires actuels. — 3° *Hexacoralliaires*. — *Principaux types*. — Les Madréporaires, très nombreux, peuvent être groupés de la manière suivante :

Chez beaucoup d'entre eux, les murailles et souvent les cloisons sont poreuses. On les appelle les *Perforés*. Tels sont les *Porites* de la mer Rouge *(P. Solida)* où tout le squelette est criblé de trous, les *Madrépores* des mers tropicales à muraille perforée mais à cloisons entières, enfin les *Eupsammia* dont la muraille est finement poreuse, tandis que les cloisons sont en partie perforées et en partie entières. Chez les *Madrépores*, il y a au plus douze cloisons, dont deux opposées l'une à l'autre sont plus développées et viennent se rencontrer au centre, de sorte que la symétrie est nettement bilatérale. Chez les *Porites*, il y a seulement douze cloisons, et chez les *Dendrophyllia*, *Eupsammia* et leurs voisins les *Dendrophyllia*,

les cloisons sont nombreuses et dépassent le nombre douze.

D'autres *Hexacoralliaires* ont des murailles et des cloisons compactes. Ce sont les *Imperforés* ou *Apores*. Parmi les principales familles on peut citer les *Oculinides* et les *Turbinolides* où les synapticules et les traverses manquent. Chez les premiers, il y a un polypier rameux; les secondes à septa très nombreuses vivent isolées, ex : la *Caryophyllia* très répandue. Une famille fort importante d'Imperforés est celle des *Astrœidés* qui constituent des récifs. Les murailles sont épaisses, très développées ainsi que les côtés. Les septa sont nombreuses; il y a des traverses. C'est à cette famille qu'appartiennent les *Méandrines* où les calices sont réunis en rangées très sinueuses.

La séparation des *Perforés* et des *Imperforés* a été faite il y a longtemps par Milne-Edvards et Haime; mais la distinction n'est pas absolue. Il y a des groupes de transition; et il faut placer avec Duncan (1885) entre les Perforés et les Imperforés, une troisième division, celle des *Fungiens*. C'est là que se place la famille des *Thamnastrœidés* où les cloisons sont généralement poreuses, tandis que la muraille manque ou est peu développée. Là se place aussi la famille des *Fungidés* où la muraille manque ainsi que les traverses; les cloisons sont compactes, nombreuses et dentelées. Cette famille renferme le genre *Fungia* dont les calices isolés sont très grands, larges et plats, avec des cloisons innombrables et des synapticules.

Coralliaires paléozoïques. — 1. *Tabulés*. — Dans le temps primaires se sont développés des polypiers tou spéciaux. Ils ont reçu de Milne-Edwards et Haime le non

de *Tabulés*. Ils consistent en longs tubes placés parallèlement les uns aux autres et divisés par des planchers transversaux ou *tables* en étages superposés. Ces planchers sont ou bien plats ou bien déprimés en forme d'entonnoir. Les cloisons radiales *(septa)* n'existent pas ou sont peu développées.

Les Tabulés sont presque exclusivement paléozoïques. Ils ont commencé dans le silurien inférieur et ont disparu avec le permien. Quelques espèces cependant ont passé dans le trias *(Monticulipora Recubariensis)*.

Les principaux types sont les suivants :

Dans le genre *Heliolites*, les tubes sont prismatiques et réunis par une substance calcaire *(cénenchyme)* composée de petits tubes. Dans les calices prismatiques, il y a douze septa bien développées.

Dans le genre *Halysites* (fig. 20), les polypiérites ne

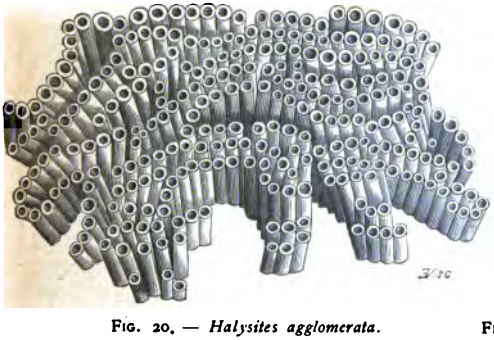


FIG. 20. — *Halysites agglomerata.*

FIG. 21. — *Springopora geniculata.*

sont en relation qu'avec deux de leurs voisins ; ils forment des chaînes *(Halysites catenularia)* ; il n'y a pas de masse intermédiaire. Chez les *Syringopora* (fig. 21), les polypiérites cylindriques sont réunis les uns aux autres

par de petits tubes transversaux. Les tables sont déprimées en forme d'entonnoir.

La famille des *Favositidés* se distingue par ses polypiérites réunis en touffes circulaires ressemblant à des nids d'abeilles ou de guêpes. Les murailles sont criblées de trous. Cette famille, très importante dans le silurien et le dévonien, comprend plusiers genres. Le genre *Favosites* présente de gros polypiérites à six pans réunis en gros blocs. Les septa sont réduites à des sillons longitudinaux. Dans le genre *Alveolites*, les polypiérites ont en coupe la forme de demi-lune. Un genre important dans le dévonien est le genre *Pleurodictyum* (fig. 22). — Il forme des masses arrondies, composées de polypiérites courts, en forme d'entonnoir et dont les murailles

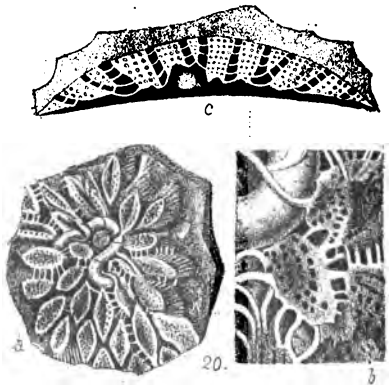


Fig. 22. — *Pleurodictyum problematicum* : *a*, vu de face ; *b*, *c*, grossi.

sont criblées de trous. Au centre de la masse on voi un corps en forme d'S, qui s'insinue entre les poly piérites. On le regarde comme le tube d'une Serpule On a d'abord supposé que ce tube de Ver a servi de

support à la colonie de *Pleurodictyum*. Mais sa position même entre les cellules du polypier et sa constance font croire aujourd'hui (Nicholson et Neumayr) qu'il s'agit d'un cas de commensalisme, tel qu'on en connaît beaucoup de nos jours. On peut en citer plusieurs entre Coraux et Vers; ainsi chaque exemplaire vivant du Coralliaire vivant *Heterocyathus Michelini* contient un Ver du groupe des Siponcles. Il en est de même pour le genre *Heteropsammia* et dans les formes fossiles de ce dernier on peut encore voir la cavité dans laquelle vivait le Ver.

A côté du *Pleurodictyum* se place le *Michelinia* dont l'apparence est tout à fait celle d'un nid de guêpes. Il diffère surtout du *Pleurodictyum* par les pores clairsemés et irrégulièrement disposés de ses murailles. Les tables sont très contournées.

Un autre groupe de Tabulés est celui des *Chaetetes* (fig. 23) du carbonifère, qui a aussi quelques représentants dans le jurassique. L'apparence intérieure est celle des *Favorites*, mais avec des loges très longues et fines. Il n'y a pas de pores ni de septa. Les murailles des cellules voisines se confondent, de sorte que, dans une coupe microscopique, on ne voit pas la séparation des deux lamelles.

Les *Monticuliporides* ressemblent beaucoup aux précédents. Il y a aussi de longues cellules dont les murailles ne sont pas cependant absolument confondues; les deux lamelles sont assez visibles. Il n'y a pas de pores. On voit deux sortes de tubes; de grands tubes qui ont peu de tables et de plus petits à tables nombreuses. Il y a aussi de distance en distance de très petits polypiérites, sans tables qui font saillie à la surface du polypier *monticuli)*.

Cette famille où l'on distingue plusieurs genres *(Monotrypa, Diplotrypa, Heterotrypa)* a eu son plus grand développement au silurien inférieur, mais se continue jusque dans le trias.

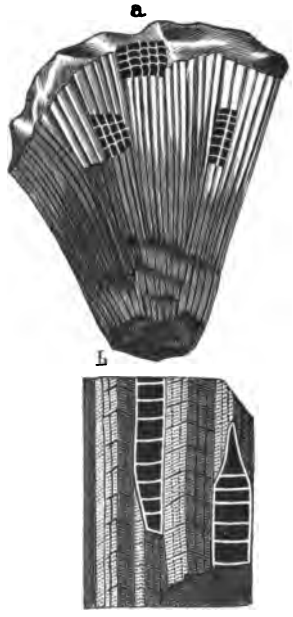


FIG. 23. — *Chaetetes* (grandeur naturelle et grossi).

Coralliaires paléozoïques. — 2° *Rugueux ou Tétracoralliaires.* — Un autre groupe de Coralliaires connu seulement dans les couches primaires, est celui des *Rugueux*, ainsi appelés de leur muraille épaisse, recouverte d'une épithèque ridée. Cette épithèque dans certain genres *(Omphyma)* pousse des prolongements en form de racines. Le caractère le plus important des Rugueu est la symétrie bilatérale de leur calice. Il y a quatr

cloisons plus développées que les autres et entre lesquelles s'en forment de nouvelles. Ces cloisons maîtresses se montrent les premières dans le développement de l'animal, comme on a pu le voir dans des séries d'échantillons de diverses grandeurs. L'une des quatre, plus grande que les autres est la *cloison principale (hauptseptum)*. Elle détermine avec la cloison opposée *(gegenseptum)* la symétrie du polypiérite par quatre sillons principaux de

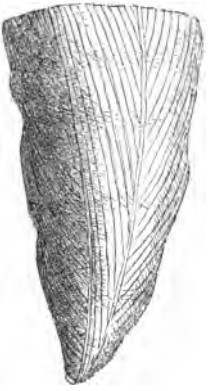


Fig. 24. — *Streptelasma.*

la surface (Kunth et Ludwig). C'est ce qu'on voit très bien sur la *Streptelasma* du silurien de Gothland (fig. 24).

Chez certains Tétracoralliaires les intervalles compris entre les cloisons sont vides. Ce sont les *Inexpleta;* chez d'autres ces intervalles sont remplis par des planchers *(tabulæ)* et par un tissu vésiculeux. Ces formations peuvent remplir aussi touteld aartie de la cavité centrale non ccupée par l'animal. Les Tétracoralliaires où les parties olides sont ainsi développées s'appellent les *Expleta.*

Parmi les *Inexpleta* on remarque les *Cyathaxonidés* où

les polypiérites sont isolés et munis de nombreuses cloisons et d'une colonne centrale. Tel est le *Cyathaxonia* du carbonifère. Dans le même groupe on place le *Calostylis* du silurien de Gothland qui se distingue de tous les autres Tétracoralliaires par ses cloisons perforées. Une autre famille est celle des *Petraiadés (Petraia, Microcyclus)* sans colonne centrale; une troisième famille, celle des *Polycœlidés (Polycœlia)*, sans colonne centrale, se distingue par ses cloisons qui avec l'âge prennent une disposition radiaire; c'est-à-dire qu'avec le temps toute différence de grandeur disparaît entre les cloisons, et que les cloisons principales ne sont plus discernables.

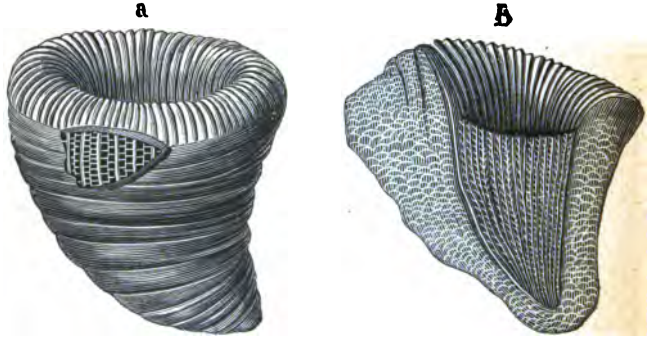


FIG. 25. — *Cyathophyllum* (vue de profil).

FIG. 25 *bis*. — *Cyathophyllum* (coupe verticale).

Les *Expleta* comprennent plusieurs familles dans le *Cyathophyllum* (fig. 25) type de la famille des *Cyathophyllidés*, les polypiérites peuvent être dans la même espèce isolés ou agrégés *(C. helianthoides)*. Souvent en s'agglo mérant ils forment de grosses masses *(C. hexagonum* Les septa s'étendent jusqu'au milieu du calice. Dans l genre *Omphyma* les polypiérites isolés s'attachent pa

des sortes de racines ; les planchers *(tabulæ)* sont très développés. Chez les Cyathophyllidés les septa avec l'âge deviennent toutes sensiblement égales et la symétrie, de bilatérale qu'elle était, devient radiaire. Cela se voit très bien en particulier dans le *Palæocyclus* du silurien de Gothland (fig. 26).

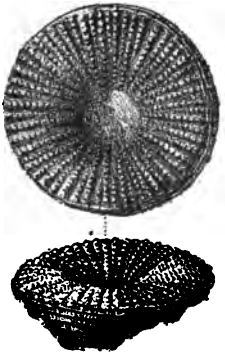


FIG. 26. — *Palæocyclus Fletcheri.*

Dans la famille des *Zaphrentidés* la symétrie bilatérale reste toujours discernable et elle est particulièrement nette dans le genre *Streptelasma* (fig. 24). Cette famille renferme un genre important, le genre *Amplexus* dont une espèce *(A. coralloides)* est particulièrement abondante dans le carbonifère. Les polypiérites sont isolés, très longs et leurs cloisons sont faibles, tandis que les planchers transversaux sont plus développés que dans toute autre Tétracoralliaire.

La famille des *Axophyllidés* se distingue par la colonne centrale des polypiérites. L'un des genres les plus importants est le *Lithostrotion* dont les grandes colonnes sont polygonales *(L. basaltiforme)* qui se multiplient par

bourgeonnement latéral, sont communes dans le calcaire carbonifère.

Un fait intéressant est le remarquable parallélisme entre les *Expleta* et les *Inexpleta*. Leurs divisions se correspondent exactement ; les *Cyathaxonidés (Inexpleta)* répondent aux *Axophyllidés (Expleta)*, les *Pétraiadés* aux *Zaphrentidés* et les *Polycloelidés* aux *Cyathophyllidés*.

Un groupe important de Tétracoralliaires est celui des *Polypiers operculés*, bien étudié par Lindström. On peut prendre pour exemple la *Calceola sandalina* du dévonien moyen (fig. 27). Le polypiérite, toujours

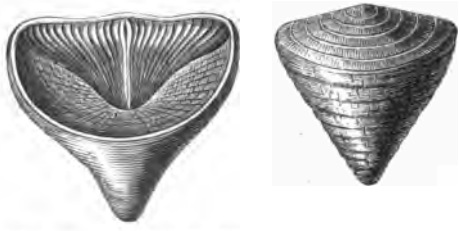


Fig. 27. — *Calceola sandalina* (vue interne et externe).

isolé et libre a la forme d'une pantouffle ; sur l'ouverture se rabat un couvercle plat demi-circulaire. Le tissu calcaire qui forme la muraille est dur et très serré. La cavité du calice est profonde et ne présente ni septa ni planchers. Les quatre cloisons caractéristiques des Tétracoralliaires sont cependant représentées par des sillons : la cloison principale et les cloisons latérales sur la convexité du calice, et la cloison opposée à la principale *(gegenseptum)* au milieu de la paroi plane du calice. Sur le côté interne de l'opercule, il y a une bandelette médiane dont la direction répond à la cloi-

son principale *(hauptseptum)* et à son opposée *(gegenseptum)*.

Un genre voisin de *Calceola* est *Rhizophyllum* du silurien supérieur de Gothland et du dévonien inférieur de Néhou, en France. Il diffère de *Calceola* par sa forme hémisphérique un peu irrégulière et par les racines ou stolons lui servant de soutien. Un genre plus différent est le *Goniophyllum* silurien, dont le calice a

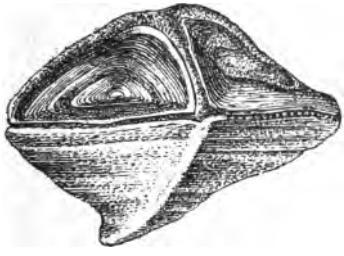


FIG. 28. — *Goniophyllum pyramidalis.*

une ouverture quadrangulaire fermée par un opercule composé de quatre valves (fig. 28).

Ce groupe des *Operculés,* qui paraît au premier abord si différent de tous les autres Polypiers, se rattache cependant facilement à eux. Avant Lindström, on les regardait comme des Brachiopodes. Le naturaliste suédois mit en évidence leur véritable nature. Il montra que l'opercule n'est pas un caractère exclusif de ces Polypiers; il existe aussi chez beaucoup d'autres Tétracoralliaires, comme le *Fletcheria*, des Cystiphyllidés et des Cyathophyllidés. Une formation analogue sous certains rapports se trouve encore à l'époque actuelle chez les *Primnoa* et les *Paramuricera* de la famille des Gorgonilés. Dans le genre *Rhizophyllum* le tissu n'est pas aussi

compact, aussi serré que celui des autres Operculés; il rappelle le genre *Omphyma* de la famille des Cyathophyllidés à la fois par sa structure interne et par ses stolons. On peut donc avec Neumayr regarder les Operculés ou Calcéolidés comme se rattachant aux Cyathophyllidés, et ils en sont problablement sortis.

Comparaison des Tabulés et des Alcyonnaires. — Les Polypiers paléozoïques ont de nombreux points de contact avec les Coralliaires actuels et l'étude précédente nous permet de marquer ces analogies.

Parmi les Tabulés, il en est qui rappellent de très près les Alcyonnaires. Ce sont les Polypiers autrefois réunis par M. Edwards et Haime sous le nom de Tubuleux. Les principaux sont les *Syringopora*. Ils se composent comme on l'a vu de tubes cylindriques réunis par de petits tubes transversaux. Un genre voisin est le genre *Cladochonus* du carbonifère. On y rattache aussi les *Aulopora*. Ceux-ci ne sont pour Nicholson que de jeunes *Syringopora* et se trouvent dans les mêmes formations que ces derniers, c'est-à-dire dans le silurien supérieur, le dévonien et le carbonifère.

Tous ces genres paléozoïques se rapprochent beaucoup de l'Alcyonnaire actuel appelé *Tubipora* ou Corail en tuyaux d'orgues (fig. 29). Dans le *Tubipora* les différents cylindres sont également unis transversalement. L'union ne se fait pas par des tubes horizontaux, mais par des cloisons transversales, ce qui se montre également dans le genre paléozoïque *Lyellia*. Chez les *Syringopora*, les planchers intérieurs sont en form d'entonnoir, particularité qu'on retrouve assez souven chez les *Tubipora*. On peut donc regarder les *Syrin gopora* comme les précurseurs des *Tubipora*. Le seu

argument qu'on pourrait produire contre ce jugement, nous est fourni par la structure intime. Le tissu calcaire des Alcyonnaires présente des aiguilles calcaires caractéristiques et des pores très fins, mais très nets,

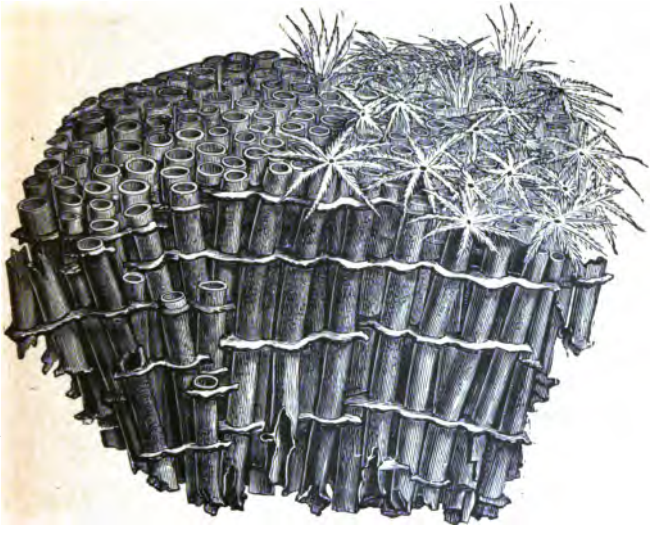


FIG. 29. — *Tubipora organisans.*

tandis qu'il n'en est pas de même chez les *Syringopora* d'après Nicholson. Mais, suivant Hickson, ces pores ne se trouvent chez les *Tubipora* que dans les parties jeunes de la colonie; ils s'oblitèrent dans les parties anciennes et on peut supposer que chez les *Syringopora* cette oblitération se produisait de très bonne heure.

Un autre genre de Tabulés étroitement allié aux Alcyonnaires est le genre *Heliolites*. Il rappelle absolument l'*Heliopora* actuel avec ses douze cloisons internes assez courtes. La seule différence consiste en ce que le

genre actuel est poreux, tandis que le genre paléozoïque est dépourvu de pores; mais cette différence peut s'expliquer comme chez les *Syringopora*, et, d'ailleurs, d'après Moseley, les prétendus pores de l'*Heliopora* ne seraient seulement que les ouvertures de polypiérites très petits et rudimentaires. Il faut remarquer aussi que chez les *Heliopora* on ne trouve pas les spicules calcaires des autres Alycionnaires; c'est encore un argument pour rapprocher des Alcyonnaires les Polypiers tubuleux.

Évolution des Alcyonnaires. — Nous regarderons donc les Alcyonnaires comme issus des genres paléozoïques *Heliolites, Syringora, Aulopora.*

Avec l'époque secondaire apparaissent les genres actuels. Ils ne se trouvent pas dans le jurassique et sont séparés de leurs précurseurs primaires par une grande lacune, mais ils prennent un grand développement à partir du crétacé. C'est dans la craie que se montrent les *Heliopora*. Le genre *Corallium* date de la craie supérieure et il est commun dans le tertiaire. Il en est de même du genre actuel *Isis* remarquable par son axe composé de longues baguettes calcaires réunies par de courtes articulations cornées. Le genre *Tubipora* remonte également au tertiaire.

Rapports des Tabulés et des Hexacoralliaires. — Les Tabulés présentent aussi des analogies avec les Madréporaires ou Hexacoralliaires. Certaines formes de Tabulés sont perforées. Il en ainsi de la famille des *Favositidés (Favosites, Pleurodictyum, Michelinia),* dont le murailles sont percées de grandes ouvertures. Ils se rapprochent ainsi des Madréporaires perforés, et, en particulier, des genres actuels. *Porites, Alveopora, Favo*

sitipora. — Ce dernier genre a des tables bien développées et doit son nom à sa ressemblance avec *Favosites*. On a trouvé dans les couches dévoniennes ou carbonifères d'Australie, et dans le permien d'Amérique un genre Tabulé, le genre *Araeopora* qui se rapproche encore plus des *Alveopora* et *Favositipora*. Comme dans ces derniers, les murailles sont extrêmement perforées et ressemblent à un réseau, les septa sont peu développées et trabéculaires. Il y a toutefois d'après Nicholson et Waagen une différence entre les Tabulés perforés et les Perforés modernes. Chez ceux-ci, la texture est trabéculaire et les pores résultent de la fusion incomplète des trabécules, tandis que chez les Favositidés la muraille est une lamelle homogène et compacte percée d'ouvertures arrondies ne résultant pas d'un tissu trabéculaire. Par suite, les pores des Favositidés et des Perforés auraient le même rôle physiologique, mais seraient morphologiquement différents. De même chez les *Aræopora*, il y aurait, outre les pores très fins de la paroi, de grandes perforations comme chez les *Favosites*.

Rapports des Tétracoralliaires et des Hexacoralliaires. — L'analogie des Tétracoralliaires ou Rugueux, et des Hexacoralliaires ou Madréporaires, est manifestement frappante. Elle se montre dans le développement des Hexacoralliaires. Nous avons vu que, chez les Tétracoralliaires, la symétrie est bilatérale ; qu'il y a deux cloisons principales opposées l'une à l'autre *(hauptseptum* t *gegenseptum)*, sur les côtés desquelles se forment leux autres cloisons *(nebenseptum)*. Ce n'est qu'ensuite ue se produisent d'autres septa et que la symétrie de ilatérale peut devenir radiaire.

Pendant longtemps on a cru que chez les Hexacoralliaires, la symétrie était radicaire dès le début. D'après M. Edwards et Haime, il se formait d'abord six cloisons primaires (1er cycle); ensuite, entre elles, six cloisons de deuxième ordre (2e cycle), puis douze de troisième ordre (3e cycle), etc. Mais M. de Lacaze-Duthiers en observant le développement des plis mésentériques a montré que, chez les Hexacoralliaires vivants, il y a un stade bilatéral. D'abord se produisent deux plis opposés, qui partagent la cavité générale en deux parties inégales. Dans la plus grande de ces loges se forme une seconde paire de plis, et dans un ordre bilatéral se produisent douze plis mésentériques, ce n'est qu'ensuite que la structure radiaire se manifeste. On peut donc dire que les Tétracoralliaires où la symétrie bilatérale primitive se conserve le mieux (comme chez le *Streptelasma* par exemple) sont des formes jeunes, persistantes des Hexacoralliaires. C'est un fait important au point de vue de l'évolution.

Beaucoup de formes de transition existent entre les Tétracoralliaires et les Hexacoralliaires. Ainsi le genre *Caloslylis* du silurien de Gothland, avec ses nombreuses cloisons perforées, rappelle les Madréporaires et Zittel les range dans la même famille que les Hexacoralliaires indubitables, comme les *Eupsammia*, *Haplaræa* et *Diplaræa*.

Certains genres Hexacoralliaires du jurassique supérieur, comme le *Mitrodendron (Lithodendron)*, rappellent exactement par leur symétrie des Tétracoralliaires. Il y une grande cloison (cloison columellaire) qui partage le calice en deux moitiés; de part et d'autre il y a deux paires de petites cloisons, et de plus, il existe douze

septa rangées radialement plus petites que les cinq septa rangées bilatéralement.

Il faut remarquer de plus que le type Hexacoralliaire ne se fixe qu'après le trias. Les formes triasiques du muschelkalk et de Saint-Cassian s'éloignent plus ou moins de ce type par le nombre des cloisons, tels sont les *Calamophyllia* et les *Montlivaultia*. Certaines espèces de ce dernier genre paraissent bien appartenir au type sénaire, mais alors les cloisons sont de grandeur irrégulière.

On peut donc admettre que les Hexacoralliaires sont sortis des polypiers paléozoïques, Tabulés et surtout Tétracoralliaires. Ces derniers paraissent, après avoir fourni comme branche latérale les Hexacoralliaires, persister eux-mêmes à travers l'époque secondaire et jusqu'à l'époque actuelle. Ainsi dans le *Coccophyllum* du trias, l'*Holocystis* de la craie, le *Moseleya* actuel rapporté par le *Challenger*, on trouve quatre cloisons primaires. Les *Haplophyllia* et *Guynia* actuels des grandes profondeurs ont huit cloisons primaires. Dans les *Guynia*, l'une d'elles est même plus grande que les autres, ce qui produit une bilatéralité manifeste comme chez les Tétracoralliaires.

Évolution des Hexacoralliaires.— Les Hexacoralliaires, dès qu'ils se sont différenciés des Rugueux au début de l'époque secondaire, se sont développés avec une abondance extraordinaire.

Les *Astræidés* qui se rattachent directement aux Tétracoralliaires, par leur structure absolument compacte, appartiennent au trias avec le genre *Montlivaultia* et forment les récifs coralligènes si nombreux dans la période jurassique. On y reconnaît deux divisions, les *Astræines*

à cloisons dentelées (ex. *Heliastraea*) (fig. 30), et les *Eusmilines* à cloisons entières. Les *Astræidés*, d'après Duncan, auraient pour ancêtres paléozoïques les deux

FIG. 30. — *Heliastræa heliopora* (espèce actuelle).

genres Tétracoralliaires : *Heterophyllia* et *Battersbya* du dévonien et du carbonifère.

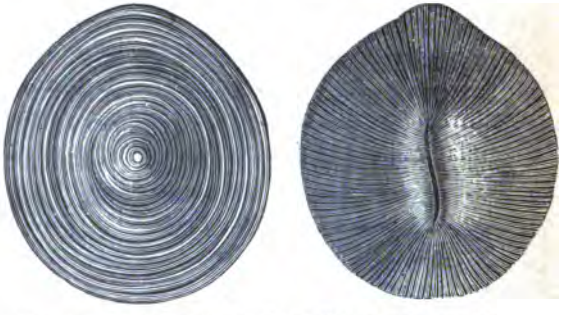


FIG. 31. — *Cyclolites elliptica* (face inférieure et face supérieure).

Des *Astræidés* sont sortis les *Thamnastræidés* où le cloisons sont généralement poreuses. Ils se sont déve loppés surtout dans le jurassique supérieur et le crétacé Parmi les genres principaux on peut citer les *Thamnas*

træa qui forment des colonies largement étendues dont la base inférieure est enveloppée d'une épithèque commune. Les murailles manquent et les cloisons s'étendent sans interruption d'un calice à l'autre. Un autre genre très commun dans la craie est le genre *Cyclolites* (fig. 31), comprenant des coraux isolés, larges, couverts d'une épithèque ridée. Il y a plus de cent cloisons réunies entre elles par de nombreuses et fines traverses et par des synapticules. Il y a des formes de passage des *Thamnastræidés* aux *Astræidés*, qui mettent en évidence les liens de parenté de ces deux groupes. Tel est le genre *Omphalophyllia* du trias supérieur de Saint-Cassian. Ses cloisons sont presque compactes et ses synapticules sont rares. Il rappelle donc les Astræidés où les cloisons sont absolument compactes et où les synapticules n'existent pas. C'est du genre *Montlivaultia* que se rapproche le plus ce genre de transition.

Les *Perforés*, dont nous avons déjà indiqué les liens avec les *Favositidés*, se rattachent également et d'une manière intime aux *Thamnastræidés* qui renferment plusieurs genres de transition. Tel est le *Microsolena* du trias et du jurassique qui, par l'*Actinaræa* se rattache au *Porites* actuel ; tels sont les genres du Jurassique supérieur : *Haplaræa* et *Diplaræa* qui rappellent de très près les *Eupsammia*. Ainsi les *Perforés* ont leurs premiers ancêtres aux temps primaires, dans le *Calostylis* d'une part et les *Favositidés* d'autre part, et ils ont d'autres précurseurs à l'époque secondaire dans les genres de transition avec les *Thamnastræidés*. C'est dans le tertiaire surtout qu'ils se sont développés, et les genres tertiaires : *Madrepora*, *Eupsammia*, *Dendrophyllia*, *Porites*, existent encore aujourd'hui. Ils jouent un rôle des

plus importants; ce sont les principaux constructeurs de récifs.

La plus jeune de toutes les familles d'*Hexacoralliaires* est celle des *Fungidés* qui ne se montre que dans la craie supérieure et qui possède aujourd'hui le plus grand développement. Tel est le genre *Fungia* avec ses nombreuses cloisons et ses synapticules très développés. Ces Madréporaires ont des rapports évidents avec les *Thamnastræidés* par leurs synapticules et aussi parce que souvent les murailles manquent et que les calices n'offrent alors aucune trace de séparation. On peut donc admettre que les *Fungidés* sont descendus des *Thamnastræidés*.

Les *Astræcidés, Thammartræidés, Perforés et Fungidés* sont étroitement alliés. Deux autres familles, les *Oculinides* et les *Turbinolides* s'en écartent au contraire sensiblement. Elles n'ont pas de traverses, de tables, de synapticules.

Les *Oculinides* ont paru au jurassique *(Enallohelia)* et vivent encore aujourd'hui. Ils construisent des récifs et se distinguent par le cénenchyme abondant qui réunit les calices. On ne peut les rapprocher d'aucun autre groupe. Les *Turbinolides* au contraire sont des coraux isolés qui vivent dans les grandes profondeurs. Ils ont paru dès le jurassique. Dans la craie on trouve la *Caryophyllia cylindrica* qui vit encore aujourd'hui. L'expédition du Challenger en a découvert beaucoup de formes. Ils se rapprochent de la famille tétracoralliaire des *Cyathaxonidés*, par la colonne centrale du calice, et ils en sont probablement descendus.

Un dernier groupe d'Hexacoralliaires est celui des *Pocilloporidés* dont les deux genres actuels *Pocillopora*

et *Seriatopora* forment des récifs. Ils remontent au tertiaire. Leurs polypiérites tabulés à cloisons peu développées sont réunis par un cénenchyme abondant, ce qui les rapproche des *Oculinides* et d'autre part ils ont quelque ressemblance avec certains genres de Tabulés paléozoïques : *Dendropora*, *Trachypora*, *Rhabdopora*.

II. HYDROZOAIRES

Les Polypes hydraires ont une cavité générale non divisée par des plis mésentériques; il n'y a pas de canal œsophagien. Ils forment des colonies soutenues souvent par un squelette chitineux. Sur ces colonies bourgeonnent de petites Méduses où se développent les œufs.

Les Méduses se détachent de la colonie et des œufs sortent de nouveaux Polypes qui forment par bourgeonnement de nouvelles colonies. Il y a donc alternance de génération.

Graptolithes. — Les Hydrozoaires sont très anciens. Ils remontent aux premiers temps paléozoïques. Souvent on trouve sur les schistes cambriens et siluriens de fines empreintes ressemblant à des traits marqués à la plume, de là leur nom de *graptolithes* (pierres écrites). Ces empreintes ne sont autre chose que la trace d'un hydrosome ou colonie de Polypes hydraires. A un grossissement suffisant on voit que ces traits consistent en un axe carbonisé ou pyritisé portant sur l'un des côtés une série de petites loges analogues aux *hydrothèques* dans lesquelles se renferment les Polypes hydraires (fig. 32). L'axe est parcouru par un canal central avec lequel communiquent les diverses hydrothèques. A l'ex-

trémité inférieure de la colonie se trouve généralement une pointe ou *sicule* ne portant pas d'hydrothèques.

Les Graptolithes sont assez nombreux et on les divise en plusieurs groupes.

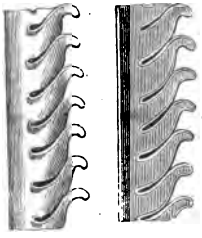


FIG. 32. — *Monograptus priodon* grossi, montrant les hydrothèques.

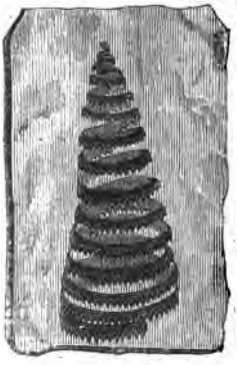


FIG. 33. — *Monograptus turriculatus.*

Les *Monoprionidés* sont les Graptolithes où les hydrothèques sont d'un seul côté de l'axe ; dans le genre *Monograptus* la tige peut être droite *(M. priodon)* (fig. 32), courbe *(M. convolutus)* en spirale *(M. turriculatus)* (fig. 33). Dans le genre *Rastrites* l'hydrosome est spiral et les cellules sont séparées par de longs intervalles, comme les dents d'un râteau ; le genre *Cœnograptus* se compose de deux hydrosomes réunis par leurs sicules, et présentent plusieurs genres ; dans le genre *Didymograptus*, deux *Monograptus* sont soudés par leur partie inférieure.

Les *Diprionidés* ont des cellules sur les deux côtés de l'axe central. Ainsi le genre *Diplograptus* se compose c deux *Monograptus* soudés dans toute leur longueur, dar le *Phyllograptus* il y a quatre *Monograptus* soudés à ang droit et aplatis en forme de feuille.

Les genres bilatéraux *(Didymograptus, Phyllograptus,* etc.), ont paru les premiers et dès le cambrien. Les *Monograptus* n'ont apparu que dans le silurien supérieur; ils dérivent probablement des bilatéraux par atrophie d'une des branches.

On rattache les Graptolithes aux Sertulaires actuels. A la base des hydrothèques se trouve d'après Hopkinson, une cloison comme chez les Sertulariens. Il y a aussi comme chez ces derniers, des capsules ovariennes.

Les Graptolithes sont donc les premiers Hydrozoaires. Ils ont commencé avec le cambrien et ont presqu'entièrement disparu avec le silurien supérieur. Les derniers se rencontrent dans le dévonien inférieur. On ne peut donc les regarder comme les ancêtres directs des Sertulaires dont ils sont séparés par des millions d'années.

Dictyonema. — Un autre groupe paléozoïque allié aux Sertulaires est celui des *Dictyonema* du cambrien et du silurien. Ils n'ont pas d'axe central comme les Graptolithes et leurs hydrosomes se composent de nombreuses branches partant d'un même point et rattachées par des traverses, ce qui donne à l'ensemble l'aspect d'une corbeille treillissée.

Stromatoporides. — Certains polypiers paléozoïques, les *Stromatoporides* ont été longtemps ballottés d'un groupe à l'autre. Ils sont massifs ou lamelleux, souvent mamelonnés et munis d'une épithèque sur le côté inférieur. Dans leur squelette il y a deux sortes d'éléments : Les uns sont des piliers perpendiculaires à la surface ; ils sont ou bien solides et compacts, ou bien traversés par un canal qui peut être interrompu par des tables horizontales. Les autres sont des plaques horizontales paral-

lèles à la surface et souvent disposées concentriquement. Nicholson rapproche les Stromatoporides des Milléporides actuels et des Hydractiniaires actuels, où l'on trouve aussi des lamelles horizontales et des tubes verticaux, qui chez les Milléporides sont tubulés. Les Stromatoporides se trouvent dès le silurien et le dévonien, se continuent dans le carbonifère et le permien. Ils sont représentés dans le jurassique supérieur par le genre *Ellipsactinia*.

Hydrozoaires secondaires et tertiaires. — Dans le crétacé commencent les Milléporides avec le genre *Porosphæra* commun dans le sénonien. Ils descendent probablement des Stromatoporides, et sont très développés à l'époque actuelle où ils prennent part à la construction des récifs. Le genre *Millepora* se trouve à partir du miocène inférieur.

Les *Hydractiniaires*, qui se présentent sous forme de croûtes, commencent avec le cénomanien et deviennent très abondants avec le tertiaire. Les *Stylastérides* qu'on trouve aujourd'hui sur le bord des récifs, là où les vagues se brisent avec le plus de violence, commencent avec le miocène. Ainsi les Hydrozoaires ont aujourd'hui leur développement maximum, mais sont déjà représentés dans les couches géologiques les plus anciennes par des formes dont ils paraissent être sortis comme les Stromatoporides, et par d'autres absolument éteintes, comme les Graptolithes.

Méduses. — Les grosses Méduses que la mer rejette sur nos côtes ont aussi des représentants très anciens et ne paraissent pas s'être modifiées sensiblement depuis les temps primaires. On a trouvé un nombre relativement grand de ces organismes mous qui semblent

destinés au premier abord à disparaître sans laisser de traces.

Sur les schistes cambriens de Suède, on observe de nombreuses empreintes dont l'origine a été longtemps douteuse. Nathorst les a étudiées. Beaucoup ressemblent absolument aux étoiles que forment sur le sable les canaux radiaires de l'ombrelle des Aurélies. D'autres rappellent les empreintes qu'une Méduse produit en nageant lorsque ses tentacules traînent derrière elle. Dans les couches cambriennes les plus anciennes, on trouve aussi des sortes de bourrelets couverts de stries parallèles. On les a appelés *Eophyton*. Nathorst a montré qu'ils ne sont autre chose que les traces laissées par des Méduses non en nageant, mais en rampant sur le fond de la mer.

Les empreintes de Méduses sont communes sur les schistes lithographiques de Solenhofen. On les a rapportées à huit genres ayant de grandes analogies avec les genres actuels. Tels sont les *Rhizostomites*, *Acraspedites*, etc. La *Palæginia gigantea* se distingue des Æginides vivantes par sa taille considérable. On trouve aussi parfois des empreintes de Méduses dans les silex de la craie.

CHAPITRE IV

LES ÉCHINODERMES

Organisation générale. I. *Cystides*. Organisation générale. Principaux types. II. *Blastoïdes*. Formes faisant passage aux Cystides. Blastoïdes typiques. Rapports des Blastoïdes et des Cystides. III. *Crinoïdes*. Organisation générale. Affinités des Crinoïdes et des Cystides. Néocrinoïdes. Evolution des Crinoïdes. IV. *Astéroïdes*. Stellérides. Ophiurides. Origine des Astéroïdes. V. *Echinides*. Organisation générale. Paléchinides. Formes de passage entre les Paléchinides et les Néoéchinides. Formes de passage entre les Néoéchinides réguliers et les irréguliers. Néoéchinides irréguliers gnathostomes. Neoéchinides irréguliers atélostomes. Evolution des Oursins. VI. *Holothurses*.

Organisation générale. — Les Échinodermes sont des animaux d'organisation compliquée. Ils présentent au moins en apparence une symétrie radiaire et se composent généralement de cinq parties semblables régulièrement disposées en forme d'étoile, ainsi les cinq zones ambulacraires des Oursins, les cinq bras des Étoiles de mer. Mais les larves de tous ces animaux ont une symétrie bilatérale et beaucoup d'Échinodermes, comme nous le verrons, manifestent soit une tendance vers cette symétrie, soit cette symétrie elle-même bien caractérisée. Ils présentent un tube digestif, et un système nerveux composé d'un anneau entourant l'œsophage et qui émet des branches rayonnantes. Un appareil particulier aux Échinodernes est le système aquifère. On appelle ainsi un système de tubes dans lequel s'introduit l'eau de mer. Cette eau passe dans des tentacules creux appelés *ambulacres*, qu'elle gonfle et qu'elle fait jaillir hor du corps. A l'aide de ses ambulacres, l'animal peut s fixer comme avec des ventouses et se déplace.

L'enveloppe du corps, souvent couverte de piquants

est incrustrée de calcaire et forme ainsi un véritable squelette ou test. Ces incrustations calcaires sont très remarquables. Elles forment avec la subtance organique un véritable réseau et se présentent à l'état de calcite, c'est-à-dire de carbonate de chaux cristallisée. Les particules cristallisées présentent les clivages caractéristisques du spath d'Islande. Par la fossilisation, la substance organique disparaît et elle est remplacée par du nouveau carbonate de chaux; mais généralement on voit bien encore au microscope la fine structure réticulée. Un fragment de squelette d'un Échinoderme se reconnaîtra toujours à l'état fossile par les clivages caractéristiques du spath d'Islande suivant les faces du rhomboèdre. Chaque plaquette d'Oursin, chaque articulation du pédoncule d'un Crinoïde correspond à un individu du spath d'Islande d'une orientation cristallographique particulière.

I. CYSTIDES

Organisation générale. — Le groupe d'Échinodermes le plus ancien est celui des *Cystides*. On en trouve quelques-uns dans le cambrien, ils ont leur maximum du développement dans le silurien. Il n'y en a plus que très peu dans le carbonifère et la disparition est complète avant le permien.

Le corps des Cystides est très remarquable. Il consiste en une masse sphérique, arrondie, ou cylindrique reposant sur un pédoncule articulé très court. Ce corps est entouré de plaquettes hexagonales en nombre variable disposées sans ordre ou placées en cercles dont les éléments alternent régulièrement. A l'opposé du

pédoncule se trouve une ouverture centrale, la bouche, d'où partent de petits bras ou bien des sillons disposés, au nombre de cinq, généralement, à la surface du test. Ces bras ou ces sillons constituent les organes ambulacraires; c'est là que se trouvaient les tentacules ou ambulacres de l'animal. Les sillons peuvent être couverts de petites plaques. Il y a une autre ouverture excentrique qu'on regarde comme l'anus. Il se trouve à la base d'une pyramide composée de plusieurs clapets. Une autre ouverture latérale très petite servant probablement à l'expulsion des produits génitaux.

Les plaques du calice sont ou bien compactes, ce qui est rare, ou bien plus fréquemment percées de pores très fins particuliers. Ceux-ci sont disposés régulièrement.

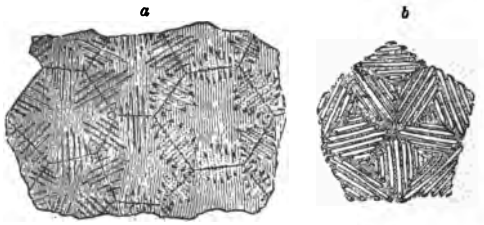


FIG. 34. — Losanges pectinés : *a*, de l'*Echinosphærites*; *b*, de *Caryocrinus*, grossis.

Ils peuvent être groupés deux à deux. Mais le plus souvent, ils sont disposés de manière à suivre le contour d'un losange *(losanges pectinés)* (fig. 34). La ligne de séparation entre deux plaquettes voisines traverse ces losanges et les sépare en deux parties égales. Les pores placés symétriquement par rapport à la ligne de séparation sont réunis par un fin canal, ce qui produit une striation caractéristique de la surface. Ces losanges remarquables sont regardés comme ayant servi à la respi

ration ; on les appelle aussi pour cette raison *hydrospires* ou *hydrophores*. Suivant les genres, ces organes se trouvent sur toutes les plaques ou sur certaines seulement. On peut trouver aussi isolées des parties triangulaires ou en forme de haricot ; ce sont des rudiments d'hydrospires.

Principaux types. — Les Cystides connus sont divisés en soixante-dix genres comprenant deux cent quarante espèces. Parmi les plus remarquables, on peut citer les suivants.

Chez les *Glyptosphærites* et les *Échinosphærites* (fig. 35), la forme est sphérique et rappelle les Oursins. Les plaques sont très nombreuses et disposées irrégulièrement. Il y a un petit pédoncule : chez le *Glyptosphærites* partent de la bouche cinq sillons ambulacraires qui se ramifient à leur extrémité. Dans l'*Échinosphærites*, il y a deux, trois ou quatre de ces sillons couverts de petites facettes et se terminant par des bras très peu développés.

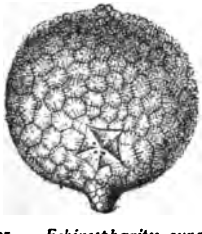


FIG. 35. — *Echinosphærites aurantium.*

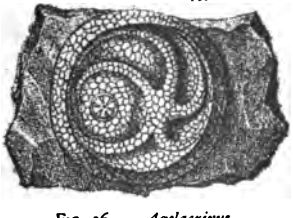


FIG. 36. — *Agelacrinus.*

Dans l'*Agelacrinus* (fig. 36), le corps ressemble à une toile de mer placée sur un plateau. Ce plateau formé de plaques nombreuses se trouve lui-même fixé à un corps étranger, par exemple sur une coquille de Brachiopode. On y voit cinq rayons recourbés, partant de la bouche

et couverts chacun de deux rangées de plaques alternantes, comme les bras des Étoiles de mer.

Les *Échinoencrinus* et *Caryocrinus* ont une tige articulée; le calice se compose de trois cercles alternants de plaques hexagonales et il est surmonté de bras courts en nombre variable, six, neuf, treize. Ils ont une grande ressemblance avec les Crinoïdes. Le *Poroencrinus* en est encore plus rapproché et n'en diffère que par la présence d'hydrospires. Ces genres sont surtout communs dans le silurien d'Amérique et des environs de Saint-Pétersbourg.

II. BLASTOÏDES

Formes faisant passage aux Cystides. — Un second groupe d'Échinodermes intimement uni aux Cystides est celui des Blastoïdes. Ils sont exclusivement paléozoïques. Ils apparaissent dans le silurien supérieur d'Amérique, sont assez nombreux dans le dévonien et atteignent leur maximum de développement dans le calcaire carbonifère après lequel ils disparaissent.

Les Blastoïdes ont un pédoncule. Leur calice se compose de treize plaques; trois forment la base du calice *(basalia)*, cinq autres viennent au-dessus *(radialia)*, enfin cinq dernières *(interradialia)* en alternance avec les précédentes ont une forme qui les a fait appeler pièces *deltoïdes* ou *trapézoïdes*. De la bouche partent cinq zones ambulacraires qui échancrent les *radialia* et sont limitées sur les côtés par les pièces deltoïdes. La zone ambulacraire se compose d'une pièce médiane dite « *lancette* et de deux séries latérales de pièces arrondie perforées pour le passage des ambulacres. Sur c pièces, on voit encore les dépressions dans lesquell

se trouvaient portés des tentacules plumeux ou *pinnules* analogues à ceux des Crinoïdes.

Chez certains Blastoïdes, comme le *Codonaster* on retrouve des hydrospires absolument semblables à ceux des Cystides. Ils existent sur les *radiala* et les pièces deltoïdes. On doit regarder ce genre *Codonaster* commun dans le dévonien et le carbonifère comme une forme de transition, entre les Blastoïdes et les Cystides, car chez les autres Blastoïdes les hydrospires sont disposés différemment.

Blastoïdes typiques. — Les Blastoïdes typiques sont

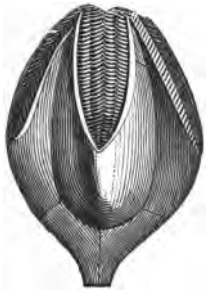


FIG. 37. — *Pentrematites pyriformis.*

les *Pentatrematites* (fig. 37). Leur forme est celle d'une poire supportée par un pédoncule articulé. Autour de la bouche on voit cinq ouvertures qu'on appelle les *spiracles*. Les hydrospires du *Codonaster* n'existent pas ici, mais on trouve en revanche une disposition toute spéciale. Si l'on fait une coupe d'une zone ambulacraire, on trouve à droite et à gauche, à l'intérieur du calice un faisceau de tubes calcaires plissés. Les tubes contigus de deux zones ambulacraires voisins viennent s'ouvrir ensemble dans un spiracle. Ces spiracles forment la

terminaison des pièces deltoïdes. On a attribué aux tubes plissés différents rôles. Billings les a assimilés aux hydrospires et leur a donné le même nom. Il leur attribue un rôle respiratoire analogue à celui des branchies. Ludwig les a comparés aux bourses sexuelles des Ophiures. Etheridge et Carpenter leur attribuent un double rôle; ils auraient servi à la fois à la respiration et à la sortie des produits génitaux. Le nombre des tubes plissés et leur position diffèrent. Dans d'autres genres que *Codonaster* les spiracles typiques manquent; ainsi dans *Orophocrinus* ils n'existent pas et on trouve en place dix fentes sur les côtés des zones ambulacraires, une à droite et l'autre à gauche de chacune de ces zones.

Rapport des Blastoïdes et des Cystides. — Quand on considère les divers genres de Blastoïdes et de Cystides, on trouve entre ces deux classes une grande analogie. D'abord le *Codonaster* est un genre de transition incontestable. De plus, beaucoup de Cystides, entre autres le *Stephanocrinus*, présentent dans leur calice la même régularité et le même nombre de pièces que chez les Blastoïdes ; chez d'autres, si le nombre des pièces n'est pas le même, la régularité subsiste. Les zones ambulacraires des Blastoïdes sont caractéristiques par leur forme et par leur pénétration dans des radialia qu'ils échancrent et qui se présentent ainsi avec une forme fourchue. Or, on retrouve ces radialia fourchues et ces zones ambulacraires spéciales chez les *Cystoblastus*, *Asteroblastus*, *Blastoidocrinus*. Le seul caractère qui reste spécial aux Blastoïdes, c'est la présence de la pièce en lancette, dont on ne peut toutefois certifier l'absence ou la présence chez les genres précédemment cités de Cysti-

des. En somme, les Blastoïdes et les Cystides sont si intimement unis qu'il est impossible de trouver entre eux une limite; de plus, nous savons que les Blastoïdes ont paru après les Cystides. On peut donc admettre que les Blastoïdes tirent leur origine des Cystides ayant un petit nombre de plaques régulièrement disposées.

III. CRINOÏDES

Organisation générale. — Le corps des Crinoïdes ou Lis de mer se compose d'un pédoncule qui s'enfonce dans le sol sous-marin, d'un calice formé de pièces calcaires nombreuses et de bras mobiles et ramifiés.

Le pédoncule se compose de pièces articulées arrondies ou présentant des angles. Il se termine intérieurement par des sortes de racines et il est parcouru par un canal central. Le pédoncule peut manquer et l'animal est alors fixé directement aux corps étrangers par le calice. *(Holopus, Cyathidium).* Chez d'autres, il y a un pédoncule seulement dans la jeunesse, plus tard il disparaît et le Crinoïde se déplace librement. C'est ce qui a lieu pour les Comatules *(Antedon)* actuelles. Certains types disparus, comme *Marsupites, Uinitacrinus, Agassizocrinus* étaient également libres.

Le calice (fig. 38) est une capsule qui continue le pédoncule et qui contient les parties molles. La partie inférieure ou dorsale est seule visible parce que la partie supérieure est cachée par les bras. La bouche se trouve r la face supérieure, c'est le côté ventral. Ce calice se mpose des parties suivantes : au-dessus du pédonle se trouve immédiatement la plaque *centrodorsale* tourée des *basalia*. Il y a un premier cercle de cinq

basalia appelées *infrabasalia*, puis en alternance avec ce cercle, un second formé de cinq pièces *(parabasalia)*. Lorsque les deux cercles existent, on dit que la base est

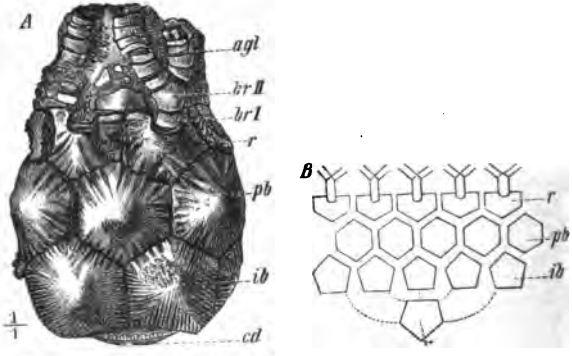


Fig. 38. — *Marsupites ornatus* : A, calice avec la partie inférieure des bras; B, schéma du calice; *cd*, *centrodorsale*; *ib*, *infrabasalia*; *pb*, *parabasilia*; *r*, *radialia*; *br*I et *br*II, premiers et seconds *brachialia* ou seconds et troisièmes *radialia*; *agl*, bras.

dicyclique; il peut n'y en avoir qu'un, alors la base est *monocyclique*. Ensuite viennent les *radialia*. Il y en a également cinq alternant avec le cercle précédent; mais il peut se faire qu'au-dessus de chacune des *Radialia* s'en trouvent deux autres (2e et 3e *radialia)*; enfin entre les *radialia* peuvent se trouver encore de petites plaques, les *interradialia*. Aux plaques radiales s'attachent les bras.

Le côté ventral se présente sous deux états. Chez les Crinoïdes paléozoïques *(Paléocrinoïdes)* on voit au centre la bouche d'où partent des sillons ambulacraires co[illegible]verts de petites plaques et se continuant dans les br[illegible]. Le tout est recouvert d'un opercule solide qui est u[illegible]e répétition de la capsule dorsale, car il est formé aussi [illegible]le

plaques radiales et interradiales. Cet opercule peut se prolonger en une sorte de trompe excentrique *(proboscis)* qui correspond à l'ouverture anale *(Actinocrinus)*. Chez les Crinoïdes récents et les espèces actuelles, toute trace de cet opercule disparaît; le côté ventral est simplement couvert d'une peau ayant la consistance du cuir et pouvant présenter des plaquettes calcaires. De la bouche partent cinq sillons ambulacraires absolument nus et qui se prolongent dans les bras.

Les bras partent des *radialia*. Ils sont formés de petites plaques calcaires, articulées, disposées en rangées alternantes. Sur le côte interne du bras, c'est-à-dire qui regarde la bouche, se trouvent des appendices très fins et articulés qu'on appelle les *pinnules* et qui, chez les espèces vivantes, contiennent les organes de la génération. Le sillon ambulacraire se continue du côté interne du bras et peut être couvert de petites plaques.

Affinités des Crinoïdes et des Cystides. — Les Crinoïde ont de grandes affinités avec les Cystides. Il y a des formes de transition incontestables. On les trouve chez les Cystides dont le calice comprend un petit nombre de plaques, régulièrement disposées et où se manifeste déjà la symétrie quinaire. Tel est le genre *Porocrinus* dont nous avons déjà parlé. Il se trouve dans le silurien inférieur des provinces Baltiques et du Canada. Par la structure de son calice, par ses bras, c'est un véritable Crinoïde, mais il présente les losanges pectinés caractéristiques des Cystides. Le genre *Hybocystites*, d'après Carpenter réunit les caractères des Crinoïdes, des Cystides et des Blastoïdes. On peut encore alléguer, en faveur de l'étroite parenté qui unit les Crinoïdes et les Cystides, que, d'après Wachsmuth et Springer (1879-1886),

beaucoup de Crinoïdes paléozoïques possèdent les hydrospires caractéristiques des Cystides. Nous regarderons donc les Cystides comme la souche originelle des Crinoïdes.

Paléocrinoïdes. — Les plus anciens Crinoïdes paraissent provenir du cambrien, mais on n'en a pas d'exemplaire complet, on n'a trouvé que quelques articulations de la tige. Dans le silurien déjà les Crinoïdes se montrent en grande quantité ; il en est de même dans le dévonien et le carbonifère. C'est dans le silurien supérieur, toutefois, qu'ils ont leur développement maximum. Dans le permien, ils sont rares, et ensuite apparaissent les Néocrinoïdes, c'est-à-dire des types voisins des types actuels.

Les Paléocrinoïdes se distinguent de tous les autres par l'opercule composé de plaques nombreuses qui les recouvre et par le calice formé de pièces non articulées le plus souvent et unies par simple contact. On les a appelés aussi pour cette raison les *Tessellés* (Müller). Ils sont exclusivement paléozoïques à l'exception du genre *Marsupites* de la craie. Ce dernier genre est privé de tige. Les genres sessiles sont d'ailleurs anciens, car il y en a dès le dévonien. Chez l'*Edriocrinus* du dévonien de New-York, il y avait d'abord une tige, puis elle se brisait et l'animal réparait et polissait la cicatrice. Les genres *Agassizocrinus* et *Belemnocrinus* du carbonifère sont sessiles.

Une remarque importante à faire, c'est que chez beaucoup de Crinoïdes anciens la disposition quinaire n'est pas observée. Elle ne se fixe que dans les espèces plus jeunes.

Nous allons décrire quelques-uns des Paléocrinoïde les plus remarquables. Chez l'*Hexacrinus* (dévonien) l'opercule se compose d'une plaque centrale souven

surmontée d'un aiguillon et de six plaques assez grandes, outre un certain nombre de plaquettes. Il y a une plaque anale très développée, ce qui donne au calice une apparence de symétrie bilatérale. Il n'y a que trois basales. Un genre voisin est *Platycrinus* (carbonifère) où l'opercule est aplati ; la plaque anale est moins développée.

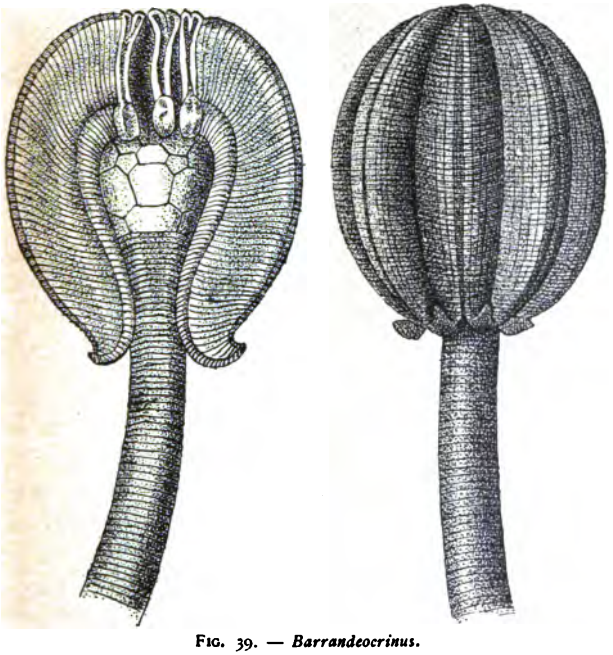


FIG. 39. — *Barrandeocrinus.*

Dans l'*Actinocrinus* et le *Batocrinus* du carbonifère l'opercule très développé présente un tube anal volumineux.

Chez l'*Eucalyptocrinus* du dévonien : les plaques du calice sont très grandes, très développées et en se réunissant forment à la surface dix niches enfoncées dans le

calice et qui contiennent chacune une paire de bras soudés. Le *Barrandeocrinus* (fig. 39) du silurien de Gothland est remarquable par ses bras qui se retournent et se dirigent vers le bas en couvrant le calice. Chez le *Crotalocrinus* également de Gothland l'apparence est toute spéciale. Les bras sont formés de nombreux rameaux qui se soudent de sorte que chaque bras ressemble à une large feuille treillissée qui s'enroule et couvre les autres comme les feuilles d'un bourgeon.

Le *Cupressocrinus* du dévonien de l'Eifel est également très remarquable. Aux radialia s'articulent cinq larges bras composés de grandes plaques. Ils sont serrés l'un contre l'autre et forment ainsi une sorte de pyramide. On ne voit aucune trace d'opercule, mais à l'intérieur on trouve une plaque en forme d'anneau présentant cinq prolongements correspondant aux cinq interradialia. On regarde cette formation comme un appareil de consolidation.

Le *Coccocrinus* du silurien supérieur et du dévonien ressemble beaucoup au *Platycrinus*, mais son opercule est tout particulier. Il se compose de cinq grandes plaques orales séparées du calice par de petites plaques. Ces plaques orales sont séparées les unes des autres par des sillons. Le genre *Coccocrinus* ressemble beaucoup ainsi aux genres vivants *Holopus*, *Hyocrinus*, *Thaumatocrinus*. Chez l'*Haplocrinus* et l'*Heterocrinus* dévonien il y a outre les plaques orales une petite plaque dorsocentrale et l'opercule et le calice ressemblent ainsi beaucoup à celui des jeunes larves des *Comatules* actuelles. Chez les *Cyathocrinus* (fig. 40) de Gothland, il y a aussi une plaque centrale et en outre dans la région anale les plaques de la région centrale forment une éminence

(sac ventral) muni de pores. On la regarde comme un appareil respiratoire.

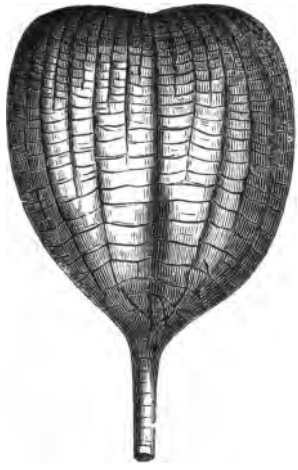


FIG. 40. — *Cyathocrinus pyriformis.*

Le *Stemmatocrinus* carbonifère ressemble beaucoup aux Encrines du trias, bien qu'il ait, au lieu d'une couronne infrabasale, une plaque centrale. Un autre genre carbonifère voisin des Encrines, est le genre *Belennocrinus*.

Néocrinoïdes — Avec le trias commencent les Crinoïdes actuels ou des genres très voisins. Les pièces du calice sont généralement articulées. Muller les appela pour cette raison les *Articulés*. Dans le muschelkalk le genre *Encrinus* est extrêmement répandu. Les articles de sa tige détachés les uns des autres et connus sous le om d'*entroques*, sont extrêmement communs (calcaire entroques). L'espèce la plus connue est l'*Encrinus liliiformis* (fig. 41). La base est dicyclique mais les infrabasalia sont petits et le calice est relativement peu déve-

loppé. Les bras au contraire sont très longs; il y en a dix bifurqués. La tige est arrondie. On sépare du genre *Encrinus* les petites espèces du muschelkalk inférieur, et on en a fait le genre *Dadocrinus*, caractérisé par sa forme en poire et sa tige anguleuse.

Fig. 41. — *Encrinus liliiformis.*

Fig. 42. — *Pentacrinus fasciculosus : a*, vue d'ensemble ; *b*, *c*, articles de la tige grossis.

Les *Pentacrines* (fig. 42) commencent dans le jurassique, dès le lias. On en a même trouvé des restes imparfaits dans le trias. Ces Crinoïdes sont remarquables par la continuité avec laquelle ils ont persisté à travers les

époques géologiques, Ils commencent au lias et se multiplient pendant tout le jurassique. On les trouve dans crétacé et le tertiaire en nombre décroissant et ils existent encore aujourd'hui. Dans les grands fonds de l'Atlantique et du Pacifique, jusqu'à 1300 brasses, on en a trouvé neuf espèces. Chez les Pentacrines la tige est pentagonale ou à cinq rayons, elle est rarement arrondie *(Balanocrinus)*, ses côtés présentent des cirres.

Elle peut être courte ou longue; chez beaucoup d'espèces elle s'attache à des corps étrangers, comme des pierres; chez d'autres elle se termine en pointe et ne devait pas être fixée. Le calice est relativement petit et composé d'une seule couronne basale, il y a ensuite une couronne de radialia, auxquelles succèdent des radialia de deuxième et de troisième ordre. Les bras sont d'une dimension extraordinaire, ils se divisent un grand nombre de fois et chez les plus grands exemplaires il y a jusqu'à 1400 rameaux. Ces Pentacrines géants proviennent des schistes liasiques du Wurtemberg. Sur une plaque exposée à l'Université, de Tubingue, il y a une centaine d'individus, dont le plus grand a une tige de 17 mètres de long et un diamètre, avec les bras étendus, de plus d'un mètre. Quenstedt évalue à cinq millions le nombre de plaquettes calcaires de cet individu. Les Pentacrines du lias diffèrent en certains points des Pentacrines actuelles. C'est ce qu'on voit bien surtout dans le *Pentacrinus Briareus* du lias d'Angleterre. L'opercule est calcaire, et présente une éminence conique correspondant à l'anus. Ce caractère le rapproche des *Cyathocrinus* et l'éloigne des Pentacrines vivantes où la couverture du calice est molle, membraneuse, avec de petites plaquettes.

Dans le jurassique et le crétacé se trouve le genre

Apiocrinus. Le calice piriforme est très développé et l'on trouve à sa base une plaque centrale de grande dimension. La tige est très longue et composée de nombreux articles très répandus dans l'oolite. Dans le genre voisin *Millericrinus* le pédoncule est très variable. Dans la même espèce, *Millericrinus Pratti* de la grande oolite, le pédoncule peut atteindre 5 centimètres et comprendre 70 articles; ou bien au contraire il peut n'y avoir que deux articles; ceux-ci peuvent même manquer complètement et la plaque centrale alors convexe montre qu'il n'y avait pas de pédoncule. La présence ou l'absence de celui-ci est donc peu importante.

Le genre *Bourgueticrinus* de la craie supérieure présente une plaque dorso-centrale comme les précédents, les interradialia manquent. Il est important, car il rappelle complètement le *Rhizocrinus* et le *Bathycrinus* encore vivants dans les grandes profondeurs. Les bras sont simples. Il en est de même chez le genre *Eugeniacrinus* du jurassique supérieur et de la craie. Dans ce genre il n'y a aucune trace de basalia, et le calice se réduit aux radialia. Les dix bras non ramifiés sont enroulés ; le pédoncule se réduit à quelques longs articles.

La famille la plus jeune des Crinoïdes est celle des *Comatulidés* aujourd'hui très répandue sur les côtes de la Méditerranée et de l'Atlantique, avec les genres *Antedon (Comatula), Solanocrinus, Actinometra,* etc. Ce groupe commun au jurassique supérieur, est assez clairsemé dans les formations suivantes et paraît atteindre aujourd'hui son développement maximum. Le ca e petit se compose d'une plaque centrale bien dévelop e munie de vrilles dont les points d'attache se présent t sous forme de dépressions, cinq basalia et cinq radi a

d'où se détachent des bras simples en nombre variable; cinq, dix et plus.

Les Comatules présentent un grand intérêt, parce qu'on a pu suivre leur développement. On trouva sur les côtes d'Irlande un Crinoïde pédonculé semblable à un Pentacrine et qu'on appela *Pentacrinus europaeus*. J. Thomson montra bientôt qu'il ne s'agissait pas ici d'un animal adulte, que l'on avait sous les yeux un stade larvaire de l'*Antedon*, qui pédonculé dans son jeune âge devient ensuite libre. Deux caractères rapprochent la larve de l'*Antedon* des Paléocrinoïdes. Chez les Comatules adultes, la couverture du calice est membraneuse et dépourvue de plaques calcaires, mais chez les larves il y a cinq plaques orales bien développées; de plus, il y a une plaque asymétrique dans l'interradius anal. Ces caractères rapprochent les larves de Comatules de certains Paléocrinoïdes comme l'*Haplocrinus*, et l'on peut regarder par suite les Crinoïdes anciens comme des types embryonnaires.

A l'époque actuelle, il y a trois genres qui, une fois développés, présentent des plaques orales; ce sont l'*Hyocrinus* pédonculé, l'*Holopus* qui est fixé et le *Thaumatocrinus* qui nage librement. En dehors de l'époque paléozoïque, on ne connaît pas de formes fossiles munies de cinq plaques orales; toutefois, par suite de leur ressemblance générale, on peut rapprocher l'*Holopus* du *Cotylederma* jurassique et du *Cyathidium* crétacé et éocène; l'*Hyocrinus* se rapproche du *Plicatocrinus* jurassique (Neumayr).

Parmi les Crinoïdes secondaires, il y a quelques formes dont les rapports ne sont pas encore fixés. Ce sont le *Saccocoma*, le *Marsupites* et l'*Uintacrinus*.

Le *Saccocoma* a été trouvé dans les schistes lithographiques de Solenhofen. Il n'a pas de pédoncule, il y a cinq grandes plaques orales et cinq bras qui se bifurquent et qui s'enroulent à leur extrémité. La particularité la plus remarquable, c'est que le calice au lieu de présenter des plaques compactes, a une structure treillissée qu'on ne trouve cbez aucun Crinoïde développé, on ne trouve quelque chose d'analogue que chez les larves de Comatules. Le *Saccocoma* pourrait donc être une forme larvaire.

Le *Marsupites* et l'*Unitacrinus* sont des Crinoïdes non pédonculés de la craie supérieure. Le *Marsupites* (fig. 38) se trouve dans le sénonien de France, d'Angleterre et d'Allemagne; l'*Uintacrinus* a été découvert d'abord dans l'Amérique du Nord, puis en Westphalie. Le *Marsupites* a un calice à grandes plaques qui diffère de celui de tous les autres Crinoïdes en ce qu'il y a, outre deux couronnes de plaques basales une plaque centrale. Le Paléocrinoïde qui s'en rapproche le plus est l'*Agassizocrinus (Astylocrinus)* du carbonifère. L'*Uintacrinus* se distingue par le nombre extrêmement considérable des plaquettes du calice. Les Paléocrinoïdes dont il se rapproche le plus sont les Ichtyocrinidés *(Ichthyocrinus, Mespilocrinus, Forbesiocrinus)* communs dans le calcaire carbonifère et où il y a également un calice formé de pièces nombreuses.

Évolution des Crinoïdes. — Ce qui précède nous permet de comprendre l'évolution des Crinoïdes. Ces animaux tirent par les *Porocrinus* et *Hybocystites* leur origin des Cystidés. Ils sont représentés dans les temps paléozo ques par des formes que distinguent la complexité d calice et de l'opercule. Ce sont ces Paléocrinoïdes qui or

donné naissance ensuite aux Néocrinoïdes, comme le montrent les ressemblances entre les genres *Encrinus* et *Stemmatocriuus*, *Apiocrinus* et *Belemnocrinus*, *Pentacrinus* et *Heterocrinus*.

Les genres vivants dont l'opercule présente des plaques orales, comme *Holopus*, *Hyocrinus* sont la descendance directe de certains Paléocrinoïdes tels que le *Coccocrinus* et s'y rattachent par des genres jurassiques et crétacés *(Cotylederma, Cyathidium)*. La présence de cet opercule à pièces orales constitue un caractère embryonnaire. Ces pièces se trouvent chez les jeunes Comatules. Il en est de même du pédoncule. Les Comatules, par leurs formes larvaires, se rattachent aux *Pentacrines* et on doit les considérer comme en étant dérivées.

Les genres *Rhizocrinus* et *Bathycrinus* actuels sont la descendance de la famille mésozoïque des Bourgueticrinidés. Le genre *Pentacrinus* s'est conservé jusqu'à l'époque actuelle presque sans modification depuis le lias.

IV. ASTÉROÏDES

Les Astéroïdes ou Étoiles de mer sont des Échinodermes aplatis dont le disque porte cinq bras ou rayons. On les divise en deux groupes : les *Stellérides* et les *Ophiurides*.

Stellérides. — Les Stellérides ou Étoiles de mer proement dites ont les bras non séparés du corps et larges. r le côté ventral du disque se trouve la bouche d'où ırtent des sillons ambulacraires se prolongeant jusqu'à :xtrémité des bras. Chaque sillon est limité de chaque

côté par deux séries de plaques : les plaques du fond, les plus grandes, sont les *plaques ambulacraires*, celles du bord sont les *plaques adambulacraires*. Dans le disque, il y a des plaques latérales dorsales ou ventrales. Entre les ventrales et les ambulacraires se trouvent de petites *plaques intermédiaires*.

Les Étoiles de mer apparaissent dès les temps géologiques les plus anciens. Dans le cambrien, on trouve le *Palæaster*, dans le dévonien inférieur l'*Aspidosoma*. Les Étoiles de mer paléozoïques se distinguent des espèces récentes par la disposition des plaques ambulacraires, qui au lieu de se correspondre sont alternantes comme les plaques des bras des Crinoïdes.

Dès le jurassique se manifeste un rapprochement avec les espèces actuelles. Dans le lias on voit apparaître les genres actuels : *Asterias*, *Solaster*, *Astropecten*. L'*Asterias Deslongchampsi* de l'oxfordien des Vaches-Noires (Calvados) se rapproche beaucoup des Astéries actuelles. Les *Goniaster*, où les bras sortent à peine du disque, apparaissent dès l'oxfordien et se continuent à travers le crétacé et le tertiaire jusqu'à l'époque actuelle.

Ophiurides. — Les Ophiurides se distinguent bien des Stellérides. Leurs bras sont mobiles, bien séparés du disque central et ne contiennent pas comme ceux des Stellérides des prolongements du tube digestif. Le squelette de ces bras se compose d'une série de pièces articulées analogues à des vertèbres. Le côté ventral présente autour de la bouche des plaques calcaires en rapport avec celles des bras, et sur le côté dorsal peut y avoir aussi de petites ou de grandes plaques.

Ce groupe se divise en deux autres : 1° les *Ophiu* où les bras sont simples et ne s'enroulent pas ; 2° l

Euryales dont les bras souvent bifurqués s'enroulent vers le dessous du disque.

Les Ophiurides, comme les Stellérides, sont représentés dès les couches les plus anciennes. Dans le cambrien, on trouve un Ophiure qu'on a appelé le *Protaster*. Dans le carbonifère de l'Indiana, on a découvert un Euryale, *Onychaster*, dont les bras simples sont enroulés. Avec les couches secondaires les Ophiurides deviennent plus nombreux et se rapprochent beaucoup des espèces actuelles : tels sont le genre *Aspidura* du trias, et le genre *Geocoma* du jurassique et de la craie. Le *Geocoma elegans* est commun dans le callovien de la Voulte (Ardèche). On trouve également dans les couches secondaires des genres encore actuellement vivants comme le genre *Ophiaceramis*.

Origine des Astéroïdes. — Les Stellérides et les Ophiurides sont intimement unis. Les formes paléozoïques se ressemblent beaucoup, et chez les anciens Ophiures, la séparation des bras et du disque est moins avancée que chez les Ophiurides actuels. Parmi les espèces vivantes, il y a même encore des formes de passage qui attestent la parenté des deux groupes, tel est le *Brisinga* trouvé dans les grandes profondeurs sur les côtes de Norvège.

On peut donc admettre que tous les Astéroïdes ont une origine commune. Le *Palæodiscus ferox* du silurien supérieur d'Angleterre permet de fixer cette origine. Le corps est pentagonal sans bras séparés, avec des zones nbulacraires ressemblant à celles des Étoiles de mer. ıtre ces zones se trouvent de nombreuses plaques irréılières correspondant aux plaques intermédiaires des ɜtéries et qui rappellent aussi les anciens Cystides.

Parmi ceux-ci se trouvent les *Agelacrinus*, les *Edrioaster* et les *Mesites* du silurien qui servent de liens entre les Cystides et les Astéroïdes. Chez les premiers, le corps se compose d'un plateau supportant une véritable Étoile de mer. Chez le dernier, le contour est pentagonal et présente des zones ambulacraires étroites dont les plaques sont disposées vers l'intérieur comme celles des Étoiles de mer. Il y a de plus des plaques couvrant à l'extérieur le canal ambulacraire comme chez les Oursins. Mais il faut remarquer que, chez les jeunes Astéries, le canal ambulacraire est d'abord interne pour devenir ensuite externe.

Ces genres de transition qu'on appelle les *Cystastéroïdes* montrent assez que les Cystides à plaques nombreuses et irrégulièrement disposées sont la souche des Astéroïdes.

V. ÉCHINIDES

Organisation générale. — Les Échinides ou Oursins ont généralement un corps arrondi, aplati sur une des faces et garni de piquants plus ou moins développés. Il y a deux ouvertures : l'une supérieure ou *anale*, l'autre inférieure ou *buccale*. Celle-ci présente un appareil masticateur compliqué : la *lanterne d'Aristote*, portant cinq dents développées disposées en cercle autour de la bouche.

Les *zones ambulacraires* (fig. 43), au nombre de cinq, sont formées chacune de deux rangées de plaquettes hexagonales en alternance. Sur chaque plaquette se trouvent deux pores par lesquels sortent les ambulacres. Entre les *zones ambulacraires* se trouvent les *zones interambulacraires* formées également de deux séries de

plaques généralement plus larges que les plaques ambulacraires. On ne peut voir cette disposition du test que quand les piquants sont tombés. On constate alors, si l'on regarde l'Oursin par sa face supérieure, que les zones ambulacraires et interambulacraires partent d'une rosette qui entoure l'anus. C'est la rosette *apicale*. Elle est

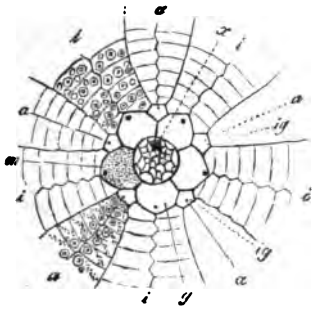


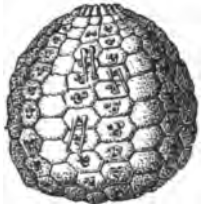
FIG. 43. — Parties constituantes d'un test d'Oursin : *a*, aires ambulacraires; *i*, aires interambulacraires; *g*, plaques génitales; *m*, plaque madréporique; *ig*, plaques ocellaires; *x*, ouverture anale.

formée de dix plaques dont cinq plus petites correspondent aux zones ambulacraires et cinq plus grosses aux zones interambulacraires. Les premières sont appelées *plaques ocellaires*. Elles sont percées d'un trou donnant passage à un nerf qui paraît être un nerf oculaire. Les plaques correspondant aux zones interambulacraires sont percées d'un trou correspondant aux organes génitaux. Ce sont les *plaques génitales*. L'une de ces plaques est beaucoup plus grande que les autres, elle est criblée de trous par lesquels filtre l'eau de mer qui pénètre dans l'appareil aquifère. Cette plaque, d'une importance toute spéciale est la *plaque madréporique*.

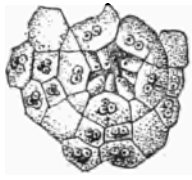
L'Oursin type que nous venons de décrire est un

Oursin absolument régulier tel que le *Cidaris*. Les Oursins réguliers sont ceux dont la symétrie quinaire est évidente, mais il faut remarquer que, jeunes, ils possèdent la symétrie bilatérale et qu'à l'état adulte la plaque madréporique, unique de son espèce, est un vestige de cette symétrie bilatérale manifeste.

Paléchinides. — Les Oursins ont commencé à apparaître dès le silurien. Les Oursins paléozoïques ou Paléchinides diffèrent beaucoup des Oursins plus récents ou Néoéchinides. La grande différence se manifeste dans les zones interambulacraires. Chez les Oursins ordinaires, chacune de ces zones présente deux séries de plaques. Chez les Paléchinides, il y a généralement cinq séries de plaques interambulacraires et même davantage. Ce nombre peut toutefois se réduire jusqu'à un. Ainsi, le *Bothriocidaris* du silurien de Russie n'a qu'une seule rangée de plaques interambulacraires. L'appareil apical se compose de cinq grandes plaques et de cinq petites en alternance; les grandes sont perforées, elles portent chacune deux pores. Le genre *Archæocidaris* présente quatre rangées de plaques interambulacraires; les plaques



Vue d'ensemble.



Appareil apical.

Fig. 44. — *Bothriocidaris Pableni.*

de cet Oursin sont disposées à la manière des tuiles d'un toit, ce qui les rend mobiles comme dans l'*Echinothuria* de la craie et le *Calveria* des mers actuelles. Chez l'*Archæocidaris*, chaque plaque interambulacraire porte un très gros tubercule, servant de support comme chez les *Cidaris* à une baguette. Ce genre s'étend du dévonien au trias; il est surtout carbonifère.

Le *Palæchinus* (fig. 45) et les genres voisins, à l'inverse de l'*Archæocidaris*, a simplement ses plaques interambulacraires granulées. Chaque zone interambula-

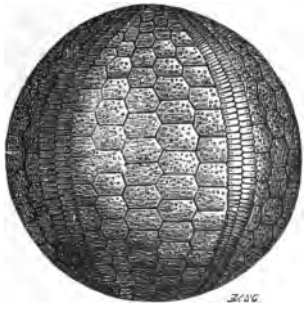


FIG. 45. — *Palaechinus elegans.*

craire présente cinq rangées de plaques. Il y a une rosette apicale formée de dix pièces (génitales et ocellaires), disposées en anneaux et il y a autour de ces anneaux deux autres anneaux de dix pièces (plaques subanales). Cette disposition qu'on voit bien dans *P. elegans* du calcaire carbonifère, se montre aussi dans le *Cidaris coronata* du jurassique. Dans un genre voisin, *Typhlechinus*, créé par Neumayr pour le *Palæochinus sphæricus*, il n'y a pas de plaques ocellaires, les plaques génitales existent seules.

Un genre important des Paléchinides est le *Melonites* du calcaire carbonifère. Le corps est arrondi, entouré de cinq zones ambulacraires, en saillie comme les côtes d'un melon ; les zones interambulacraires présentent sept ou huit rangées de plaques. Le genre *Lepidocentrus* du dévonien de l'Eifel présente également des zones ambulacraires à deux rangées et des zones ambulacraires ayant de cinq à neuf rangées.

Comme on le voit, chez les Paléchinides, jamais le nombre des rangées interambulacraires n'est égal à deux, mais il varie d'un à neuf, et même, quoique rarement, à onze.

Affinités avec les Cystidés. — Le grand nombre de plaques des Paléchinides conduit à les rapprocher des Cystides. Un genre de transition entre les deux classes est le *Cystocidaris* du silurien supérieur d'Angleterre. Les zones ambulacraires se composent de quatre rangées de plaques dont celles du milieu sont privées de pores. Les zones interambulacraires sont formées de plaques irrégulièrement disposées et présentant des tubercules supportant des baguettes. L'anus est excentrique, ce qui rappelle les Oursins irréguliers. Il y a peut-être une plaque madréporique, et la position centrale de la bouche ainsi que la présence d'un appareil masticateur rapprochent des Oursins.

Chez le *Palæchinus*, au lieu d'un seul trou sur les plaques génitales, on en trouve deux, trois et plus ; chez *Perischocidaris*, il y en a jusqu'à seize. Ces nombreux pores rappellent aussi les Cystides.

Suivant toute vraisemblance on doit regarder les Paléchinides comme dérivés des Cystides qui seraient les formes originelles de tous les Échinodermes.

Formes de passage entre les Paléchinides et les Néoéchinides. — Le contraste entre les Paléchinides et les Néoéchinides n'est pas absolu et les deux groupes ne sont pas complètement séparés. Ainsi déjà dans le permien apparaît un représentant des Néoéchinides avec le genre *Hypodiadema*. Le genre permien *Eocidaris*, regardé d'abord comme un Paléchinide, est en réalité un Néoéchinide avec deux rangées de plaques interambulacraires (Kolesch et Doderlein, 1887).

Un genre du trias de Saint-Cassian, le *Tiarechinus* présente les caractères des deux groupes. C'est un petit Oursin hémisphérique; la face supérieure est bombée et la face inférieure est aplatie. L'appareil apical est bien développé et présente cinq grosses plaques génitales et des plaques ocellaires très petites. Les zones ambulacraires sont normales, mais les zones interambulacraires sont très spéciales. Elles se composent simplement de quatre plaques; une plaque se trouve immédiatement au-dessus de la bouche et les trois autres sont plus haut. Il y a sur chaque plaque un gros tubercule. En résumé la zone interambulacraire rappelle par ses trois plaques parallèles du haut les zones des Paléchinides à plusieurs rangées; mais elle s'en éloigne par la plaque unique du dos. Quant à l'aspect général de l'oursin, il rappelle les Néoéchinides de la famille des Cidaris, surtout à cause des gros tubercules sppuortant les baguettes.

Un autre genre de transition est le *Tetracidaris* du néocomien (fig. 46). Les zones interambulacraires présentent au voisinage de l'anus deux rangées de plaques, mais brusquement le nombre double et l'on voit quatre rangées qui se continuent jusqu'à la bouche. D'ailleurs chez les Cidaris vivants on peut voir souvent, non sur

le test, mais sur la membrane ou péristome qui entoure la bouche, plus de deux plaques interambulacraires. Cela montre que les oursins réguliers, sont sortis des Paléchinides.

Fig. 46. — *Tetracidaris.*

On peut donner encore, comme argument à l'appui, que, chez les Cidarides du trias et quelques espèces du jurassique, les plaques interambulacraires sont mobiles les unes sur autres comme chez beaucoup de Paléchinides.

Néoéchinides réguliers. — Les Néoéchinides réguliers sont les Oursins dont le corps est symétrique par rapport à un axe vertical qui réunit l'ouverture anale à l'ouverture buccale. L'anus est au milieu de la rosette apicale, au sommet du test.

Les Réguliers les plus caractéristiques sont les *Cidaridés* dont les zones ambulacraires sont étroites (d'où l nom d'*Angustistellés);* les zones interambulacraires sor larges avec de gros tubercules supportant chacun un

radiole ou baguette très développée. Dès le permien se montre l'*Eocidaris*. Dans le trias se trouvent plusieurs formes de *Cidaridés* à plaquettes mobiles. Le genre *Cidaris* est surtout développé dans les terrains secondaires. On peut citer particulièrement *Cidaris florigemma* du corallien et le *Cidaris clavigera* de la craie (fig. 47),

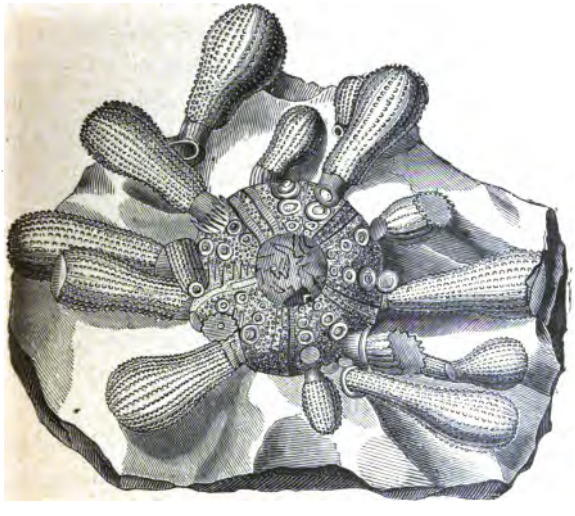


FIG. 47. — *Cidaris clavigera.*

dont les baguettes renflées en massue présentent des lignes longitudinales ornées de petites perles. Ce genre existe aussi dans le tertiaire et se continue dans les mers actuelles chaudes et peu profondes.

D'autres Oursins réguliers constituent la famille des *Cidématidés*. Les zones ambulacraires sont larges (d'où le nom de *Latistellés*). La bouche n'est pas arrondie comme chez les *Cidaridés*, elle est décagone et dans les angles présente des incisions (de là le nom de *Glypho-*

stomes). Les *auricules*, pièces particulières sur lesquelles s'appuient les mâchoires, ne sont pas limitées seulement aux zones interambulacraires comme chez les *Cidaridés ;* elles s'attachent aussi aux zones ambulacraires. Il en résulte que chez les *Diadématidés* on ne verra pas, comme chez les *Cidaridés*, les plaques ambulacraires se développer jusque sur la membrane *(péristome)* qui entoure la bouche. Le genre *Pseudodiadema* du jurassique présente sur ses aires ambulacraires larges des tubercules surmontés de piquants comme les zones interambulacraires. Les tubercules sont perforés. Ce genre est représenté dans les mers actuelles par le genre *Diadema*.

Le genre *Glypticus* arrondi et de petite taille est remarquable *(G. hieroglyphicus* du corallien) par ses zones interambulacraires. Celle-ci, sur le sommet, au lieu de tubercules, montrent de petites saillies irrégulièrement placées et très contournées. Les aires ambulacraires portent de très petits tubercules.

Malgré les différences qui séparent les *Diadématidés* des *Cidaridés*, ces deux familles sont intimement unies et il y a des formes de transition. Ainsi chez le *Microdiadema* du lias la bouche ne présente pas d'incisions. Chez l'*Hemicidaris* (fig. 48), les zones ambulacraires ne sont guère plus larges que chez les *Cidaris* et elles ne portent de gros tubercules que vers la bouche. Dans le *Pelanechinus* du jurassique supérieur, il y a comme chez les Cidaris des plaques ambulacraires sur le péristome. Ce genre *Pelanechinus* est intéressant parce qu'
outre on a trouvé ses *pédicellaires*, c'est-à-dire les pinc
qui servent aux Oursins de moyens de défense et q
s'entremêlent aux piquants. On peut citer un aut

genre de transition, le *Mesodiadema* du lias moyen de Toscane. Ses zones ambulacraires sont semblables à celles des *Cidaris*, à peine plus larges, simplement granulées; la bouche est très légèrement incisée; la forme générale du corps est déprimée (Neumayr).

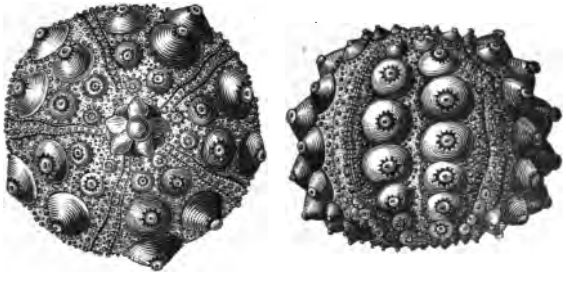


Fig. 48. — *Hemicidaris crenularis*. On voit les mamelons d'insertion des baguettes.

Une autre famille de Glyphostomes est celle des *Échinidés*. Elle est remarquable en ce que les pores des zones ambulacraires ne sont pas disposés en une double série de chaque côté. Ils sont placés d'une manière plus compliquée et sur chaque plaque ambulacraire on trouve trois paires de pores ou davantage. Ce groupe a paru dès le jurassique; dans les couches secondaires, les *Échinidés* ont des pores relativement encore peu nombreux, mais dans les couches tertiaires ils se développent et les pores sont nombreux *(Polypores)*. Cette famille est très abondamment répandue aujourd'hui. On peut citer le *Stomechinus* du jurassique et l'*Echinus* actuel qui trouve à l'état fossile dans l'éocène.

Il y a des liens nombreux avec les groupes précédents. ussi dans le *Pseudodiadena rotulare* du néocomien, on ›it, au fur et à mesure qu'on s'approche de la bouche,

les pores ambulacraires se multiplier; il y a non plus une seule série, mais plusieurs, de doubles pores. Chez l'*Heterocidaris* de la famille des *Diadématidés*, les pores commencent aussi à se disposer suivant l'ordre des *Échinidés*. Il faut enfin remarquer que le développement des *Échinidés* montre qu'ils ont une réelle parenté avec les *Cidaridés*. Les très petits individus en effet, ont des zones ambulacraires étroites et simples, de larges zones interambulacraires avec de gros tubercules ; la bouche est arrondie et sans incisures.

Tous ces liens qui unissent les *Cidaridés* aux deux autres familles doivent conduire à cette conclusion que les *Glyphostomes (Diadématidés, Échinidés)* dérivent des *Cidaridés*. Ceux-ci seraient la souche de tous les Oursins réguliers.

Une famille remarquable de Néoéchinidés réguliers est celle des *Échinothuridés*. Elle se rattache aux *Diadématidés* par la plupart de ses caractères, entre autres par ses zones ambulacraires larges; elle rappelle aussi les *Cidaridés* par les plaquettes du péristome; mais elle présente un caractère très remarquable. Les plaques sont mobiles comme chez certains Paléchinides; elles sont disposées comme les tuiles d'un toit et réunies par des membranes. Cette famille est représentée dans la craie blanche par le genre *Echinothuria*. Dans les grandes profondeurs de la mer on a trouvé des *Échinothuridés* vivants. Tel est le genre *Asthenosoma (Calveria)*, trouvé par M. Thomson, en 1869, entre les Hébrides et les Féroé. Les plaques y sont très mobiles. Elles le sont un peu moins chez les *Phormosoma*. Keeping considère comme l'ancêtre direct des *Échinothuridés*, le *Pelanechinus* du jurassique supérieur dont nous avons déjà

parlé. Il a des plaques mobiles; le péristome présente aussi des plaquettes comme les *Cidaridés* et les *Échinothuridés;* mais comme chez les *Échinidés*, il y a trois séries de doubles pores, de chaque côté sur les zones ambulacraires.

Formes de passages entre les Néoéchinidés réguliers et les irréguliers. — Les Oursins irréguliers sont ceux chez lesquels l'anus ne se trouve plus dans la rosette apicale; il est rejeté en un point quelconque de la surface, sur une zone interambulacraire. Il n'y a plus qu'une symétrie bilatérale. Ces oursins ont apparu dès le lias, mais il y a des formes qui les rattachent aux Néoéchinidés.

Telle est la famille des *Saléniadés*. Par tous leurs caractères ce sont des oursins réguliers; par leurs petites zones ambulacraires ils se rattachent aux *Cidaridés;* par leurs larges zones interambulacraires couverts de tubercules ils se rattachent aux *Diadématidés*. Mais ils présentent une particularité : la rosette apicale porte en son milieu une ou plusieurs plaques centrales, ce qui rejette l'anus sur le côté. Le genre le plus ancien de la famille est le genre *Acrosalenia* du jurassique où il y a une ou deux plaques centrales. L'anus est rejeté vers le bas, mais toujours dans le plan vertical de symétrie. On trouve dans le crétacé, le tertiaire et également à l'époque actuelle dans les grandes profondeurs, le genre *Salenia*, où l'anus est rejeté à droite du plan de symétrie, mais toujours dans la rosette apicale. Les *Saléniades* peuvent être regardés comme une forme jeune persistante des *Glyphostomes*. En effet chez ceux-ci il y a toujours un stade de développement, dans lequel la rosette apicale présente une plaque centrale. Elle est ensuite résorbée en totalité ou en partie (Neumayr).

Chez certaines espèces de *Acrosalenia*, l'anus est si éloigné du centre de la rosette apicale, que la plaque génitale qui lui correspond s'allonge beaucoup et ne forme autour de lui qu'une mince bande fourchue. Si dans une forme de ce genre l'anus grandit encore et est encore plus repoussé du centre, il traverse la plaque génitale, et l'oursin devient irrégulier. C'est ce que l'on peut voir chez certaines espèces de *Pygaster*. L'anus très grand sort de la rosette, tandis que la plaque génitale placée derrière lui disparaît (Neumayr). On peut dire que les *Saléniadés* rattachent les Réguliers aux Irréguliers, et en particulier au plus ancien de leurs genres : le genre *Pygaster* du lias. Il est donc probable que les Irréguliers ont dérivé des Réguliers pendant le trias ou au commencement du jurassique, c'est-à-dire dans une période qui a fourni jusqu'ici peu d'Echinides fossiles. De nouvelles recherches feront sans doute disparaître la lacune entre les *Saléniadés* et les *Pygastéridés* (Neumayr).

Néoéchinidés irréguliers : Gnathostomes.—Les Néoéchinidés irréguliers se divisent en deux groupes : les *Gnathostomes* qui possèdent un appareil masticateur et les *Atelostomes* qui en sont dépourvues.

La famille des *Pygastéridés* tire son nom du genre *Pygaster*, le plus ancien de tous les Irréguliers, et qui présente dès le lias moyen une espèce, *P. Reynesi*. A l'époque actuelle il est représenté par une espèce des grands fonds, le *P. relictus* ou *Pygasteroides*. L'anus est allongé et se trouve sur la face supérieure au dessous du sommet. La forme du corps est aplatie. Le genre voisin *Holectypus* est arrondi; l'anus est descendu sur la face inférieure près de la bouche. On trouve la même dispo-

sition chez un genre crétacé : *Discoidea*, tandis que chez un autre genre crétacé : *Echinoconus (Galerites)*, l'anus tout à fait descendu se trouve encore près du bord *(E. conicus)*.

Les *Clypeastridés* ont des zones ambulacraires disposées d'une manière toute particulière. Au lieu d'être des bandes irrégulières, elles sont *pétaloïdes*, c'est-à-dire qu'elles sont très étroites près du sommet, puis s'élargissent pour se rétrécir de nouveau au voisinage de la bouche. Elles ressemblent ainsi à des feuilles. Cette forme tient à ce que les deux pores d'une même paire ne sont pas toujours à la même distance l'un de l'autre; ils sont généralement unis l'un à l'autre par un sillon et sont de forme dissemblable.

Les pièces de la rosette sont si intimement unies qu'on ne voit pas les sutures. Un caractère très particulier des *Clypéastéridés*, c'est qu'à l'intérieur du test, dans les espaces interambulacraires, il y a de fortes cloisons de séparation formées d'un calcaire compact.

Malgré ces différences, les *Clypéastéridés* se rattachent aux *Pygastéridés*. Il faut remarquer d'abord que les oursins, qui à l'âge adulte ont des zones ambulacraires pétaloïdes, les ont en forme de bandes régulières pendant leur jeunesse. De plus chez beaucoup de *Pygastéridés* il y a un commencement de zones pétaloïdes, et chez *Holectypus* ainsi, que chez certains *Pygaster*, un pore de chaque paire est rond et l'autre allongé, ce qui les rapproche encore des Clypeastéridés. Chez les *Discoïdea* on voit un commencement de cloisons internes. Enfin les plus anciens représentants de la famille des *Clypéastéridés*, qui apparaissent dans la craie supérieure ont des pétaloïdes encore incomplets et des cloisons internes peu

développées. On peut donc considérer les *Clypéastéridés* comme dérivés des *Pygastéridés* (Neumayr).

Le genre *Clypeaster* (fig. 49) comprend de très grands oursins de forme déprimée, avec des zones ambulacraires pétaloïdes larges et faisant bourrelet. Ce genre commence

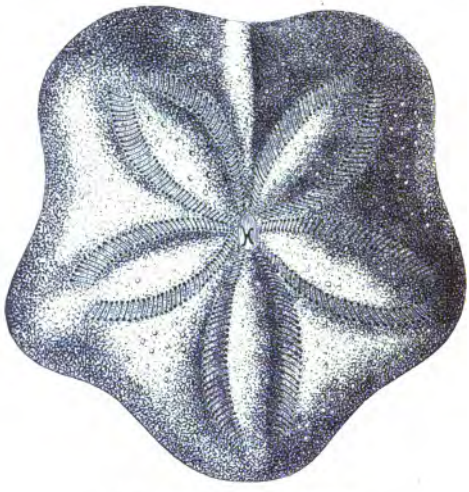


Fig. 49. — *Clypeaster scutellatus.*

dans le miocène et se trouve encore dans les mers chaudes jusqu'à une profondeur de 120 brasses. Le genre *Scutella* contient des Oursins larges et aplatis chez lesquels les sillons ambulacraires se ramifient sur la face inférieure. Ce genre est commun dans le miocène *(Scutella subrotunda)*. Dans le genre *Amphiope*, également du miocène, il y a deux perforations correspondant à la partie inférieure de deux zones ambulacraires.

A. Agassiz fait remarquer que ces formes si particulières, sont dans leur jeunesse bombées et arrondies

comme les autres Oursins, avec des zones ambulacraires rubanées et de gros tubercules. Ainsi sauf leur anus déjà excentrique, elles rappellent alors les *Glyphostomes*.

Une dernière famille de *Gnathostomes* est celle de *Conoclypéidés* limitée au tertiaire inférieur, par exemple dans la formation nummulitique de la région alpine. Ce sont des formes géantes qui par leur forme *(C. conoïdeus)* rappellent d'une manière frappante les *Echinoconus* d'où elles sont probablement sorties. Elles en diffèrent par les zones ambulacraires pétaloïdes et les pores d'une même paire unis par un sillon. Les zones ambulacraires s'enfoncent au voisinage de la bouche, de sorte que les extrémités des champs interambulacraires font saillie autour de la bouche sous forme de lèvres; on appelle *floscelle* cette sorte d'étoile à cinq branches entr'ouvant la bouche.

Néoéchinides irréguliers : Atélostomes. — Les Irréguliers *Atélostomes*, c'est-à-dire dépourvus d'appareil masticateur, présentent en plus à un haut degré la symétrie bilatérale. Si l'on place devant soi l'oursin, de manière à avoir en arrière l'anus de l'animal, alors on voit en avant trois zones ambulacraires, c'est le *trivium*; en arrière se trouvent deux deux autres zones, le *bivium* comprenant entre elles la zone interambulacraire contenant l'anus. A cette zone correspond en avant la zone ambulacraire la plus antérieure du *trivium*. Le plan de symétrie passe par l'anus et coupe verticalement la zone ambulacraire (ou *radius)* et la zone interambulacraire (ou *interradius)* impaires.

Les *Atélostomes* sont sortis des *Gnathostomes*, ou plus exactement des *Pygastéridés*, par atrophie des mâchoires. C'est ce que montre le groupe des *Echinonei*.

étroitement allié aux *Pygastéridés*. Ce groupe, commun au lias, atteint son plus grand développement dans le jurassique moyen et supérieur et se continue jusqu'à l'époque actuelle.

Le genre *Galeropygus* qui est le plus ancien ne diffère du *Pygaster* que par le manque des mâchoires et des auricules qui leur correspondent; d'ailleurs les dents chez les Pygaster sont faibles, ne sont pas toujours bien nettes et on conclut souvent à leur présence à cause d'entailles autour de la bouche analogues à celle des *Glyphostomes*. Ces entailles même sont souvent peu visibles. D'ailleurs certains genres, que l'on considérait comme dentés, sont regardés aujourd'hui comme privés de dents. Tel est le genre *Echinoconus (Galerites*, fig. 50)

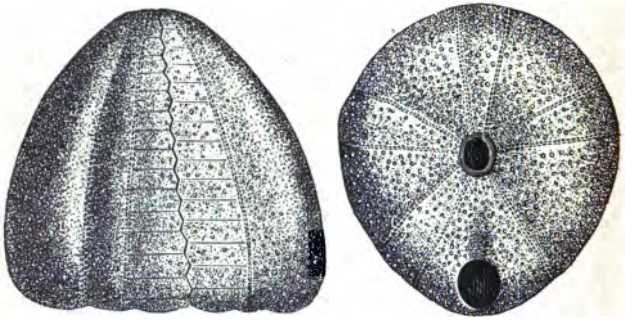


FIG. 50. — *Galerites albogalerus* (vue de profil et vue par dessous).

d'après Duncan (1884). En réalité il n'y a pas de limite précise entre les *Échinonéidés* et les *Pygastéridés*, et il faut regarder les premiers comme dérivés des seconds par atrophie progressive des mâchoires (Neumayr).

Certaines formes d'*Échinonéidés* s'écartent davantage des *Pygastéridés*. La bouche n'est plus exactement au

centre, les pores des zones ambulacraires sont en forme de fentes, ces zones tendent à devenir pétaloïdes, enfin la rosette apicale prend une forme allongée de sorte que le *trivium* et le *bivium* ne partent plus du même point et s'écartent l'un de l'autre. C'est ce qui a lieu dans le genre jurassique *Hyboclypeus*. C'est de ce genre probablement que les *Atélostomes* ont pris naissance (Neumayr) et en particulier les *Cassidulidés*.

Les *Cassidulidés* ont des zones ambulacraires pétaloïdes, des floscelles ; de plus les extrémités des zones ambulacraires au voisinage de la bouche s'élargissent comme au voisinage du sommet, ce qui forme les *phyllodies*. Ces caractères sont très nets chez le *Pygurus* et le *Pygorhynchus* du jurassique et du crétacé, mais dans les plus anciennes formes ils sont beaucoup moins nets et apparaissent déjà chez certains Échinonéides, comme *Hyboclypeus*. Cela montre bien la parenté des deux groupes.

Cette famille est représentée dans le tertiaire et les mers actuelles par les genres *Echinolampas* et *Echinanthus* de forme ovoïde et où la bouche n'est plus au centre. L'anus est sur le bord inférieur dans *Echinanthus* et tout à fait sur la face inférieure dans *Echinolampas*.

Les *Collyritidés* et les *Ananchytidés* sont également sortis des *Échinonéidés*. Les zones ambulacraires sont rubanées et la bouche est excentrique; elle est près du bord antérieur. Chez les *Collyritidés* la rosette apicale s'allonge et le *bivium* et le *trivium* s'écartent l'un de l'autre. Les genres principaux sont *Dysaster* et *Collyrites* du jurassique et du crétacé. Ex. : le *Collyrites elliptica* (callovien) de forme ovalaire. Il faut remarquer que chez les plus anciennes espèces comme *Coll. Ebrayi* la bouche

est encore peu excentrique et que le *trivium* et le *bivium* s'écartent peu, de sorte que la différence avec l'*Hyboclypeus* n'est pas considérable.

Les *Ananchytidés* ont la rosette apicale à peine plus allongée que chez les *Hyboclypeus* et la bouche, chez le genre le plus ancien : *Holaster,* est peu excentrique. La filiation avec le genre *Hyboclypeus* est manifeste. Le genre *Holaster* apparaît dans la craie inférieure (exemple : *H. subglobosus* du cénomanien); il est remarquable par la dépression qui loge la zone ambulacraire impaire. Ce dernier caractère se retrouve dans un genre de grande taille, *Hemipneustes,* de la craie de Maëstricht.

Le genre *Ananchytes* ou *Echinocorys* se trouve dans la craie blanche. La face inférieure est ovale; sur ses deux bords se trouvent la bouche et l'anus. La forme du test est bombée. L'*Echinocorys* ou *Ananchytes vulgaris* du sénonien présente plusieurs variétés : *ovatus, conicus, striatus, gibbus,* regardées par d'Orbigny comme des espèces distinctes et réunies par M. Cotteau. Un véritable *Ananchytidé (Oolaster)* se trouve dans le tertiaire inférieur.

Les *Spatangidés* constituent la dernière famille des Oursins irréguliers. La bouche et l'anus sont excentriques. La zone ambulacraire impaire se trouve généralement dans un sillon profond et se distingue aussi des autres par sa taille moindre et ses pores plus faibles. Les zones ambulacraires sont pétaloïdes. Le test est en forme de cœur. Les *Spatangidés* se reconnaissent aussi par une particularité qui ne se trouve que che quelques *Ananchytidés;* ce sont les *fascioles.* On appel ainsi des bandes étroites, lisses ou finement granulée ne portant pas de tubercules ni de radioles et qui pen

dant la vie de l'animal sont couvertes de soies. Une fasciole entoure les zones ambulacraires *(fasciole péripétale)*, ou bien elle forme une couronne au-dessous de laquelle se trouve l'anus *(fasciole subanale)*, ou encore se poursuit sur le bord de l'oursin *(fasciole marginale)*, etc.,

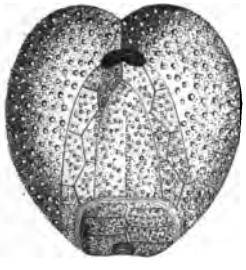


FIG. 51. — *Micraster coranguinum* (vu par dessous).

Les Spatangues apparaissent dans le crétacé inférieur avec le genre *Toxaster (Echinospatagus)* du néocomien *(T. complanatus)*; les zones ambulacraires paires antérieures sont plus grandes que les autres. Il en est de même et d'une manière encore plus marquée dans le genre très voisin *Heteraster (H. oblongus)*. Dans ces deux genres anciens de Spatangues il n'y a pas encore de fascioles et la bouche est pentagonale. Ce dernier caractère des anciens Spatangues se retrouve dans un genre actuel *(Palæostoma)* qui doit en être la descendance directe.

Dans le crétacé moyen apparaissent les *Spatangidés* typiques. Le genre *Micraster* en particulier joue un rôle très important dans le sénonien. La forme est celle d'un cœur, les zones ambulacraires pétaloïdes sont petites et ne couvrent qu'une partie du test (d'où le nom de *Micraster :* petite étoile). Il y a une fasciole subanale. La

bouche est rejetée en avant et présente deux lèvres. Ce genre contient plusieurs espèces qui se succèdent dans des couches de plus en plus récentes du sénonien et qui paraissent des modifications l'une de l'autre. Ce sont d'abord : *Micraster breviporus*, puis *M. cor testudinarium*, *M. coranguinum* (fig. 51), *M. glyphus*, *M. Brongniarti*, (craie de Meudon).

Le genre *Hemiaster*, très voisin du genre *Micraster*, n'en diffère que par sa fasciole péripétale. Il est encore représenté aujourd'hui par l'*Hemiaster cavernosus* des grandes profondeurs de la mer. Son développement a été étudié par A. Agassiz. Les exemplaires dont le diamètre est de deux ou trois millimètres, ont entièrement les caractères des Oursins réguliers. La bouche est pentagonale et centrale, les zones interambulacraires sont petites, et rubanées, les zones interambulacraires avec de grands tubercules, l'anus se trouve au centre de la rosette apicale ; enfin rien, si ce n'est la fasciole péripétale, ne rappelle un jeune Spatangidé (Neumayr).

Les *Spatangidés* actuels *(Spatangus, Euspatangus, Schizaster*, etc.), vivent pour la plupart à une faible profondeur ; quelques-uns seulement vivent dans les grands fonds, sans s'y trouver exclusivement (exemple *Schizaster Moseleyi)*. Ils ont tous les zones ambulacraires fortement pétaloïdes et s'écartent assez notablement des *Ananchytidés*. Mais dans les grands fonds on a trouvé un grand nombre de genres *(Pourtalesia, Argopatagus, Spatangocystis*, etc.), qui rappellent les *Ananchytes* par les pétaloïdes faiblement développées. Il faut remarque aussi que chez les Spatangues actuels *(Schizaster*, etc.) qui vivent accidentellement dans les eaux profondes, le pétaloïdes sont plus faiblement développées que chez le

Spatangues littoraux ; cela paraît tenir à la profondeur de l'eau. D'après cela, Neumayr admet que tous les *Spatangidés* et *Ananchydés* sont sortis des mêmes souches, qui sont les *Échinonéidés (Hyboclypeus, Galeroclypeus*, etc.), mais qu'il y a eu deux séries : une série des eaux profondes, comprenant les *Ananchytidés* et les Spatangues des grands fonds *(Pourtalésiadés)*, et une autre série comprenant les Spatangues littoraux. Ces deux séries ont divergé de plus en plus dans la suite des temps.

Évolution des Oursins. — En résumé les Oursins sont sortis des Cystidés et sont représentés dans les temps primaires par les Paléoéchinides. Il y a eu vers l'époque triasique une première refonte du groupe, et des Paléoéchinides sont dérivés les Néoéchinides réguliers. Les Irréguliers ont paru avec le lias et ont pris naissance des Réguliers, comme l'indiquent les *Salèniadés*. Les Irréguliers ont été d'abord Gnathostomes, puis par atrophie des mâchoires sont devenus Atélostomes. La famille la plus récente est celle des *Spatangidés*.

Nous pouvons remarquer que les Oursins trouvés récemment dans les grandes profondeurs connues, les *Salenia, Asthenosoma, Pourtalésiadés*, etc., ont permis de fixer d'une manière nette la parenté des différents groupes.

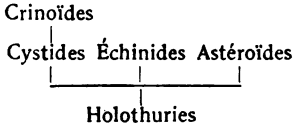
VI. HOLOTHURIES

Les Holothuries sont des Échinodermes de forme llongée sans squelette calcaire. Dans leur peau se ·ouvent des formations calcaires isolées, de petites ıues, des ancres, des spicules microscopiques. Dans :s couches géologiques, les Holothuries ne sont repré-

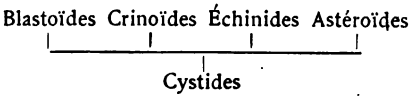
sentées que par ces formations qu'on a comparées à celles des Holothuries actuelles. On a reconnu ainsi que déjà dans le calcaire carbonifère d'Écosse il y a des genres existant encore *(Chirodota, Synapta)*. On a trouvé aussi des spicules d'Holothuries dans le jurassique (genre *Chirodota)* et on a rapporté à ces Échinodermes certaines empreintes problématiques des schistes lithographiques de Solenhofen.

Dans les couches tertiaires, on a trouvé des plaquettes de *Psolus*, et récemment (1890), M. Schlumberger a trouvé dans l'éocène de Paris de nombreux spicules d'Holothuries. Ces restes sont encore trop peu nombreux pour qu'on puisse en tirer une conclusion relative à la phylogénie de ces animaux. Il est impossible en particulier de décider si comme le pensent P. et F. Sarasin (1888), les Holothuries sont les Échinodermes primitifs d'où sont sortis tous les autres.

D'après P. et F. Sarasin, la phylogénie des Échinodermes pourrait être résumée par le tableau suivant :



Au contraire, d'après les idées de Neumayr, généralement adoptées, on peut représenter cette phylogénie de la manière suivante :



CHAPITRE V

LES VERS

Organismes problématiques. Tentaculites. Vers tubicoles. Annélides errantes. Conodontes.

Organismes problématiques. — Les Vers n'ont en Paléontologie qu'une importance très secondaire, car ces animaux généralement mous et sans parties dures n'ont laissé que peu de traces. Les seuls vestiges incontestables de Vers sont les tubes calcaires et les mâchoires de certaines annélides. Cependant beaucoup de restes problématiques trouvés dans les couches géologiques les plus anciennes ont été rapportés à des Vers.

Dans le grès à Bilobites du silurien, on trouve souvent de petits tubes disposés perpendiculairement ou obliquement à la surface des bancs et remplis par la substance minérale de la roche. On leur a donné le nom de *Scolithes (Scolithus linearis)*. Ce seraient des traces de Vers perforants; mais leur origine est encore douteuse. Il en est de même des empreintes cambriennes appelées *Nemertites*, *Neréites*, *Myrianites*, etc., par analogie avec les Vers. Pour Nathorst, il s'agirait là de pistes de Mollusques ou de Crustacés.

Suivant d'autres paléontologistes, ces traces répondraient à des Vers cuirassés auxquels on a donné le nom de *Cataphractes*.

A la surface des ardoises d'Angers, on remarque souvent des empreintes pyriteuses dendroïdes rappelant les Fougères. M. de Saporta leur a attribué une origine végétale et les a appelées *Eopteris*. Pour Hermite et

d'autres Paléontologistes ces empreintes seraient dues à des Vers nus sans téguments calcaires. La matière pyriteuse serait arrivée après coup et en diffluant à droite et à gauche elle aurait fourni cette apparence dendroïde particulière.

Tentaculites. — Dans les couches siluriennes et devoniennes d'Europe et d'Amérique, on trouve souvent en abondance des coquilles fossiles appelées *Tentaculites*. Ce sont des tubes calcaires, de forme conique, présentant des côtes annulaires transversales. Entre les anneaux, il peut y avoir des stries parallèles également transversales, ou bien la coquille est lisse. A l'extrémité inférieure de la coquille se trouve souvent une petite vésicule. Ces tubes sont libres dans la roche. Leur nature est encore douteuse. On les a d'abord rapprochés des Dentales, puis on les a pris pour des épines de Brachiopodes. Récemment même on les a regardés comme des coquilles de Mollusques Ptéropodes et on les a rapprochés du genre actuel de Ptéropodes appelé *Styliola*. Mais cette ressemblance est toute superficielle, aucune coquille conique de Ptéropode n'atteint la grandeur des *Tentaculites ;* aucune ne présente les forts anneaux transversaux, ni la vésicule que Nowak a trouvée à l'extrémité des *Tentaculites*. Ceux-ci sont probablement des tubes de Vers voisins des Serpules.

Vers Tubicoles. — On trouve, comme nous l'avons vu en commençant, des restes incontestables de Vers, sous forme de tubes. Ils sont analogues aux Serpules actuelles.

Le tube des Serpules est irrégulier et fixé en grand partie. L'extrémité supérieure est circulaire. Le genr *Serpula* se rencontre souvent sur des coquilles d

l'époque secondaire. Il est particulièrement commun dans le purbeckien de l'Allemagne du Nord et du Boulonnais et dans les couches cénomaniennes de Saxe.

Un genre voisin est le *Spirorbis*. C'est une Serpule de petite taille enroulée sur elle-même. Le *Spirorbis carbonarius* se rencontre souvent à la surface des schistes houillers.

D'autres *Serpulidés* sont les *Vermilia* et les *Rotularia*. Les *Vermilia* sont des Serpules adhérentes sur toute leur longueur. La section du tube est triangulaire au au lieu d'être circulaire parce que ce tube est muni d'une crète saillante qui se prolonge supérieurement pour former une dent. Le genre *Rotularia* se rencontre dans l'éocène supérieur et l'oligocène du Sud de l'Europe. Il comprend de petites Serpules (*Rotularia* ou *Serpula spirulæa)* non adhérentes enroulées dans un seul plan et qui se prolongent par un tube droit plus étroit.

Annélides errantes. — Les Annélides errantes, c'est-à-dire non pourvues de tubes, sont représentées par des mâchoires inférieures calcifiées d'*Eunices* et de *Néréides*. Ces mâchoires, dont la grandeur est de quelques millimètres, présentent de nombreuses dents pointues. Il y en a déjà dans le silurien, le dévonien, le carbonifère, surtout en Amérique *(Arabellites cornutus*, *Eunicites clintonensis)*. Il y en a aussi dans les schistes lithographiques de Solenhofen et dans les couches éocènes à poissons de Monte Bolca, près de Vérone.

Conodontes. — Il faut rapprocher de ces restes d'autres fossiles appelés *Conodontes* (fig. 52). Ils furent décrits d'abord par Pander qui les découvrit dans les couches cambriennes de Saint-Pétersbourg. Depuis on les a trouvés en grande quantité, surtout en Amérique. Ce sont des

corps microscopiques qui ressemblent extérieurement, abstraction faite de leur grandeur, aux dents des Requins. Certains Conodontes sont des pointes isolées; d'autres se composent d'une grande pointe accompagnée sur les côtés de pointes plus petites. Pander les prit pour des dents de poissons; d'autres les regardèrent comme des

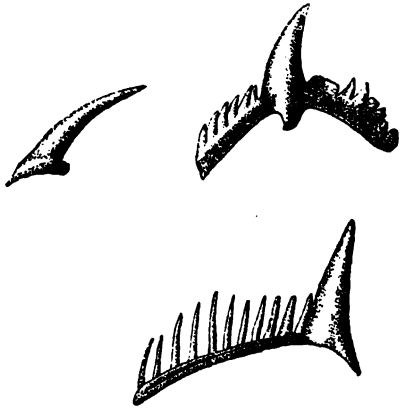


Fig. 52. — *Conodontes.*

dents de Gastéropodes, des épines de Crustacés à cuirasse, des soies protectrices de Vers, etc. Tout récemment Zittel et Rohon (1886) ont étudié microscopiquement la structure des Conodontes et montré qu'au point de vue histologique ils diffèrent absolument des dents des Poissons. Au contraire ils ressemblent beaucoup par leur forme extérieure et leur structure interne aux mâchoires des Annélides et des Géphyriens.

On peut encore citer comme vers fossiles un Némat hélminthe *(Mermis antiqua)* trouvé dans l'abdomer d'un Coléoptère des lignites du Rhin; des *Anguillules* e des *Mermis* trouvés dans le succin ou ambre jaune

enfin des pelotons enroulés des schistes de Solenhofen qu'on a comparés à des Lombrics *(Lombricites)*.

On voit, malgré la rareté et l'imperfection des documents, que les Vers remontent aux époques les plus reculées et qu'ils se sont peu modifiés. Les Vers actuels sont les descendants des Vers fossiles trouvés dans les couches géologiques les plus anciennes.

CHAPITRE VI

LES BRYOZOAIRES ET LES BRACHIOPODES

I. Les *Bryozoaires*. Leur organisation. Classification des Bryozoaires. Bryozoaires paléozoïques. Evolution des Bryozoaires. Bryozoaires secondaires et tertiaires. II. Les *Brachiopodes*. Organisation générale. Grande valve. Petite valve. Appareil brachial. Structure de la coquille. Brachiopodes inarticulés (Ecardines). Testicardines sans appareil brachial. Brachiopodes munis d'un appareil brachial sans cônes spiraux. Brachiopodes munis de cônes spiraux. Evolution des Brachiopodes. Affinités des Brachiopodes et des Bryozoaires.

I. LES BRYOZOAIRES

Leur organisation. — Les Bryozoaires sont de petits animaux qui forment des colonies incrustantes sur les pierres, les coquilles. Le diamètre de ces colonies peut atteindre 3 centimètres, mais la grandeur d'un animal isolé ne dépasse pas quelques millimètres; il faut donc le secours de la loupe pour le discerner.

L'animal de forme ovale est protégé par une enveloppe cornée ou calcaire. L'apparence extérieure rapproche ces colonies des coraux, et on les confondit avec ces derniers jusqu'à ce qu'Ehrenberg montra que l'organisation des Bryozoaires (c'est lui qui leur donna ce nom qui

veut dire animaux-mousse) est beaucoup plus compliquée que celle des Coralliaires.

L'enveloppe présente une ouverture par laquelle sort une couronne de tentacules ciliés. Au milieu de cette couronne s'ouvre la bouche conduisant à un tube digestif présentant un renflement (estomac). Il se recourbe en anse et l'anus vient s'ouvrir au voisinage de la bouche. L'estomac est rattaché aux parois par un organe extensible : le *funicule*. Entre la bouche et l'anus se trouve un ganglion nerveux. L'existence de ce ganglion et d'un tube digestif séparent absolument les Bryozoaires des Polypes.

On donne le nom de *zoecie* à la loge et le nom de *zoïde* ou de *polypide* à son contenu. La colonie tout entière a reçu le nom de *polyzoaire*.

Certains individus de la colonie éprouvent des modifications considérables. Ainsi on trouve à l'entrée des loges des cellules en forme de tête d'oiseau. Ce sont les *aviculaires*. La mandibule supérieure est fixe, l'inférieure est mobile, et l'aviculaire ne cesse d'ouvrir et de fermer le bec. Il paraît avoir un rôle de préhension et de défense.

D'autres loges contiennent des muscles qui font mouvoir des filaments contractiles oscillant constamment ; ce sont les *vibraculaires*. Enfin on trouve, au-dessus des zoecies, des chambres arrondies où se développent les œufs ; on les appelle *oecies* ou *ovicelles*.

La reproduction se fait au moyen d'œufs et aussi par bourgeonnement. Les cellules d'un polyzoaire qui proviennent d'un bourgeonnement restent souvent en communication par des canaux. Les parois des loges sont aussi parfois percées de fines ouvertures. Les parties

mortes des loges peuvent se séparer des parties vivantes par des planchers transversaux, ce qui donne au squelette une certaine ressemblance avec les Tabulés. Certains de ceux-ci sont même rangés, par quelques paléontologistes parmi les Bryozoaires. Tels sont les *Choetetes* et les *Monticulipora*, qui n'ont pas de septa, caractères qui les éloignent des coraux et les rapprochent des Bryozoaires, mais cette assimilitation n'est pas généralement adoptée.

Classification des Bryozoaires. — Les Bryozoaires sont nombreux et on les divise en deux sous-classes : les *Entoproctes* et les *Ectoproctes*.

Chez les premiers, l'anus s'ouvre à l'intérieur de la couronne tentaculaire ; chez les seconds, il s'ouvre à l'extérieur. Les *Ectoproctes*, qui sont les plus importants, peuvent avoir une sorte de languette au-dessus de la bouche *(Phylactolæmates)* ou en être dépourvus *(Gymnolæmates)*. Les *Phylactolæmates* sont des Bryozoaires d'eau douce et n'ont laissé aucun vestige à l'état fossile. Les *Gymnolæmates* vivent dans la mer et sont divisés en *Cyclostomes* où l'ouverture de la loge est dépourvue d'appendices, *Cténostomes* où elle est munie de soies, et *Chilostomes* où cette ouverture présente un opercule.

Les *Cyclostomes* et les *Chilostomes* sont les seuls Bryozoaires que la fossilisation nous ait conservés.

Bryozoaires paléozoïques. — Les Cyclostomes sont les seuls Bryozoaires paléozoïques et on les trouve exclusivement depuis le silurien jusqu'au commencement de l'époque secondaire. On les trouve seuls aussi dans le trias, dans le jurassique avec quelques formes qui servent de transition aux Chilostomes.

Les Cyclostomes se reconnaissent bien à leurs longues cellules cylindriques qui s'unissent par leur partie infé-

rieure. La bouche se trouve juste au sommet du tube, elle n'est pas rétrécie, son diamètre est précisément celui de la cellule. Il n'y a aucune trace de couvercle.

Des formes caractéristiques des terrains primaires sont les *Fenestella* (fig. 53). On les trouve depuis le dévonien jusqu'au périnien. Dans ce dernier et particulièrement dans le zachstein de Thuringe, elles constituent de véritables récifs comparables aux récifs coralliens actuels. La colonie ressemble par sa forme à une feuille ou un entonnoir. Elle consiste en branches droites ou courbes rapprochées les unes des autres et réunies par de nom-

FIG. 53. — *Fenestella retiformis* (vue d'ensemble et grossie).

breuses baguettes transversales, de sorte que l'ensemble ressemble à un réseau. Les ouvertures des loges forment deux rangées sur le côté interne des branches. Le côté extérieur et les baguettes transversales n'en portent pas.

Dans le carbonifère d'Amérique on trouve le genre *Archimedes* où des entonnoirs semblables à ceux des *Fenestella* sont disposés les uns au-dessus des autres, et traversés par un axe en forme de vis. Comme chez les *Fenestella*, le côté interne (ici supérieur) porte seul les cellules.

Un genre également paléozoïque, commun dans le permien d'Allemagne et d'Angleterre, est le genre *Acanthocladia*. Il se présente sous forme de petites arborisations aplaties qui ne portent de cellules que sur l'une des faces ; sur l'autre il n'y a que des stries.

Bryozoaires secondaires et tertiaires. — Les Cyclostomes se montrent seuls pendant le jurassique. Un genre particulièrement commun dans les couches secondaires est le genre *Stomatopora* qui existe depuis le silurien et se continue encore aujourd'hui. La colonie est ramifiée et rampe sur les corps étrangers. Les cellules s'unissent par leur partie inférieure et sont libres supérieurement.

Les *Defrancia* communs dans la craie et particulièrement dans le danien de Maëstricht se composent de tubes nombreux cylindriques disposés en forme de disques isolés ou réunis. Chez les *Cariopora*, les cellules sont cylindriques et disposées en couches superposées. Ils forment de véritables bancs dans certaines couches crétacées, particulièrement dans la craie à Hippurites.

Les Chilostomes débutent dans le cénomanien. Ils se reconnaissent à leurs cellules courtes, ovales dont la bouche rétrécie se trouve sur le côté au lieu d'être à l'extrémité supérieure. Il y a un opercule. Les vibraculaires et aviculaires ne sont pas conservés par la fossilisation, mais on voit encore sur les loges les dépressions où ils étaient placés. Dans le crétacé inférieur les Chilostomes sont accompagnés de Cyclostomes, mais ceux-ci vont en diminuant, et dans le crétacé supérieur ainsi que dans les couches tertiaires les Chilostomes acquièrent la prédominance. On peut citer particulièrement les *Lunulites* (fig. 54) communs dans la craie de Meudon et l'éocène

de Paris ; les cellules de forme carrée sont disposées régulièrement autour d'un centre. D'autres, encore très importants sont les *Eschara* en forme d'arborisations, les *Cellepora*, agglomérations irrégulières de grosses cellules ressemblant à des cruches et munis de deux ouvertures, l'une qui est la bouche et l'autre plus petite correspondant à un aviculaire. Les *Retepora* ressemblent à des

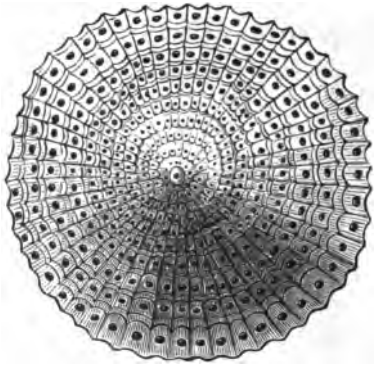


FIG. 54. — *Lunulites* (vu par la face supérieure).

feuilles contournées; les *Membranipora* consistent en une couche de cellules aplaties, polygonales placées les unes contre les autres. Tous ces genres sont actuellement vivants. Certaines couches du crag d'Angleterre *(coralline crag)* se composent presque entièrement de Bryozoaires actuels.

Évolution des Brozoaiyres. — Comme on l'a vu, les Bryozoaires débutent dans les couches paléozoïques par les Cyclostomes. Ceux-ci vont sans cesse en décroissant et aujourd'hui ils sont de beaucoup dépassés par les Chilostomes. Ils présentent dans leur distribution géographique un fait assez singulier. C'est dans les mers du

Nord qu'ils sont le plus nombreux. Neumayr remarque à ce propos qu'il n'est pas toujours sûr de chercher dans la faune de nos mers tropicales la descendance ou la parenté des formes anciennes, et qu'il faut être prudent quand on discute la question des climats aux anciennes périodes géologiques. Beaucoup de Cyclostomes secondaires et même paléozoïques ont persisté jusqu'à nos jours, ainsi le *Stomatopora*, et ce dernier genre paraît être la souche de tous les Bryozoaires dont les cellules sont portées par un axe allongé.

Dans le silurien on trouve des formes appartenant à ce genre où à des genres voisins, qui ont déjà une bouche légèrement retrécie; ce caractère les éloigne des Cyclostomes et les rapproche des Chilostomes. Ces formes siluriennes ont même quelque ressemblance avec le genre chilostome *Hippothoa*. Elles sont cependant clairsemées dans les couches primaires; au contraire, elles se multiplient dans le jurassique, comme Vine l'a récemment montré. On peut dire que les Cyclostomes et les Chilostomes sont unis par des types de transition et qu'il est difficile de tracer une limite entre les deux groupes. Il est donc probable que les Chilostomes sont descendus des Cyclostomes (Neumayr).

II. LES BRACHIOPODES

Organisation générale. — Les Brachiopodes sont des animaux enfermés dans une coquille. Leur apparence extérieure est donc celle des Mollusques. Nous discuterons plus loin leurs affinités. Ces animaux sont caractérisés surtout par la présence de deux bandes couvertes

de cils vibratiles et placées de part et d'autre de la bouche. On les appelle les *bras*. En réalité, ces appendices ne servent pas au déplacement, comme semblerait l'indiquer le nom de Brachiopode. L'animal est toujours fixé, et les bras servent, par le mouvement des cils dont ils sont revêtus, à produire des courants qui amènent à la bouche l'eau nécessaire à la respiration et à la nutrition de l'animal.

Coquille. — La coquille se compose de deux valves tapissées par une membrane ou *manteau* comme chez les Mollusques Lamellibranches. Ces deux valves sont inégales. La grande valve est bombée et se termine par un crochet souvent perforé. Le crochet de la petite valve, laquelle est moins bombée, est toujours imperforé. Le Brachiopode est couché dans sa coquille, de telle sorte que son corps est symétrique par rapport à un plan perpendiculaire au plan de séparation des deux valves. En d'autres termes, l'une des valves correspond au dos de l'animal et l'autre au ventre. Suivant les auteurs, la grande valve est désignée comme dorsale ou ventrale, de même pour la petite. Pour les désigner, nous ne tiendrons compte par suite, que de leur grandeur relative. On peut aussi supposer la coquille couchée devant l'observateur et on désigne alors la grande valve sous le nom de *valve inférieure* et la petite sous le nom de *valve supérieure*. Quoi qu'il en soit, nous voyons que la position du plan de symétrie est différente de celle que l'on constate chez les Lamellibranches, où il y a une valve droite et une valve gauche.

Les valves peuvent être réunies l'une à l'autre p des muscles seulement. On dit alors que le Brachi pode est *inarticulé (Ecardine)*; ex.: la Lingule. Les valv

peuvent être aussi réunies par un appareil assez compliqué : la *charnière*. On dit alors que le Brachiopode est *articulé (Testicardine)*; ex.: la Térébratule.

Charnière. — La charnière est constituée de la manière suivante. Sur le bord de la grande valve le plus rapproché du crochet se trouvent deux dents : les *dents cardinales* placées symétriquement par rapport au crochet. Sur la petite valve leur correspondent deux cavités dans lesquelles elles sont reçues; ce sont les *fossettes dentaires*. Entre ces fossettes, la petite valve présente une pièce solide plus ou moins allongée. C'est l'*apophyse cardinale* ou *processus cardinal*. Cette pièce sert d'attache aux muscles grâce auxquels s'ouvrent les valves. Les dispositions de la charnière sont telles, que les deux valves ne peuvent glisser l'une sur l'autre et qu'on ne peut les ouvrir entièrement sans les briser.

Grande valve. — L'animal se fixe sur les corps sous-marins par la grande valve ou par un ligament tendineux. Celui-ci sort par l'ouverture ou *foramen* du crochet de la grande valve. Sous le crochet, on trouve une pièce que de Buch a appelée *deltidium* à cause de sa forme triangulaire. Le deltidium peut entourer complètement le foramen *(d. embrassant)*, on se trouve au-dessous *(d. tangent)*, ou bien encore il peut se réduire à deux petites plaques séparées l'une de l'autre par le foramen *(d. discret)*. Chez beaucoup de formes, à l'endroit où devrait se trouver le deltidium on voit une grande fente triangulaire, la *fente deltidiale*, que ferme ensuite peu à peu une pièce calcaire *(pseudodeltidum)* qui s'accroît progressivement du crochet vers le bas.

Au-dessus de la charnière, on voit souvent entre elle et le crochet de la grande valve un espace aplati, trian-

gulaire assez large (fig. 55) : c'est l'*area*, au milieu de laquelle se trouve alors l'appareil deltidial. Il peut y y avoir ainsi un area sur la petite valve. Le bord de la valve qui limite inférieurement l'area et qui par suite longe la charnière s'appelle le *bord cardinal*. Le bord des valves le plus éloigné des crochets, s'appelle le *bord frontal*.

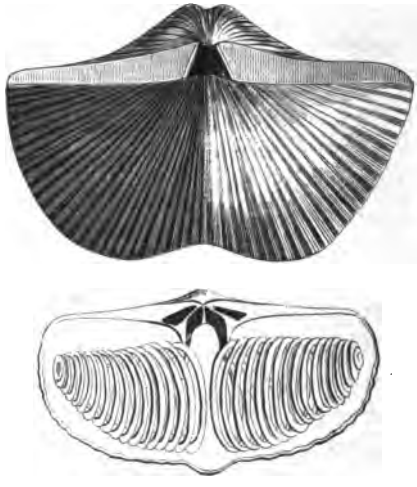


FIG. 55. — *Spirifer striatus* (vue externe et vue interne).

Petite valve. — Appareil brachial. — La petite valve présente l'apophyse cardinale et les fossettes dentaires. En outre, elle supporte un appareil calcaire plus ou moins compliqué qui soutient les bras de l'animal. C'est ce qu'on appelle l'*appareil apophysaire* ou *brachial*. Il peut manquer *(Orthis, Productus)*, et c'est chez les *Rhynchonellidés* qu'il est le plus simple. Il est alors constitué par deux baguettes courtes, un peu courbées qui s'atta-

chent près des fossettes dentaires. On les appelle les *Crura*. Chez les *Térébratulidés*, s'attachent aux crura deux prolongements en forme de rubans qui s'unissent par une sorte de *pont* transversal (fig. 56); chez les *Atrypidés* et les *Spiriféridés* deux cônes spiraux sont suspendus aux crura (fig. 55).

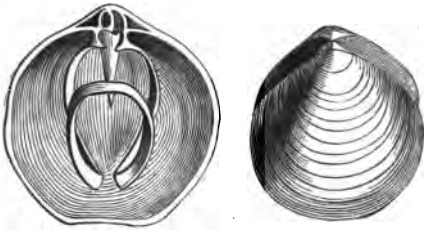


FIG. 56. — *Terebratula numismalis.*

Les bras sont souvent attachés solidement à l'appareil apophysaire; chez les *Rhynchonellidés*, ils peuvent se dérouler.

De l'apophyse cardinale de la petite valve part une cloison plus ou moins longue : le *septum médian*, qui parfois divise toute la coquille en deux chambres distinctes. Un septum semblable peut se trouver sur la grande valve.

Structure de la coquille. — La structure de la coquille des Brachipodes est très remarquable chez les Inarticulés (Lingules, Discines) qui se trouvent à l'exclusion des Articulés, dans les plus anciennes couches géologiques. La coquille se compose de couches alternantes de matière cornée et de calcaire. Celui-ci est un mélange de carbonate et de phosphate de chaux où le dernier domine. Chez les Articulés, la structure est différente. La coquille se compose de prismes de carbonate de chaux

dirigés obliquement à la surface. Entre ces prismes se trouvent des canalicules qui s'évasent vers l'extérieur et dans lesquels pénètrent des prolongements du manteau. Un épiderme sans structure les recouvre entièrement (King), de sorte qu'ils ne communiquent pas directement avec l'intérieur. Quand on regarde á la loupe une coquille présentant de pareils canalicules, ce qui est le cas ordinaire, on voit une quantité de petits trous. La coquille est dite *ponctuée*. Lorsqu'ils n'existent pas la coquille est dite *fibreuse*. Ces canalicules sont tout à fait spéciaux aux Brachiopodes et les distinguent des Lamellibranches. Les pièces internes (appareil brachial, dents, septa) ne sont pas perforées.

Les coquilles peuvent avoir une coloration verte, rouge, noire, bleue, qui persiste parfois sur les coquilles fossiles *(Terebratula bastata, T. vulgaris)*.

Brachiopodes inarticulés (Ecardines). — Les Brachiopodes dépourvus de charnière sont représentés surtout aujourd'hui par les deux genres *Lingula* et *Discina*. Ils ont un anus tandis que chez tous les Articulés actuellement vivants il n'y en a pas. Nous ne sommes cependant pas sûrs, comme le fait remarquer Neumayr que tous les Articulés fossiles aient été privés d'anus; cela n'est pas vraisemblable.

Les Écardines remontent aux temps géologiques les plus reculés. Le fossile le plus ancien appartient à ce groupe. C'est la *Lingulella ferruginea* dont on trouve les petites coquilles dans le cambrien inférieur du pays de Galles. Les *Lingulidés* ont des valves presque égales, ovales ou à peu près rectangulaires, terminées en pointe. Ces valves s'écartent pour laisser passer un très long pédoncule. Les muscles ne laissent aucune impression sur

la coquille. Le genre *Lingula* (fig. 57) se montre depuis le cambrien jusqu'à l'époque actuelle. Dans le cambrien et le silurien il y en a cent cinquante espèces ; à l'époque actuelle, il y en a environ trente espèces qui diffèrent extrêmement peu des Lingules cambriennes. Telle est la *Lingula anatina* des Philippines. Ce type ne s'est donc pas modifié malgré les changements géologiques. Il faut remarquer que les espèces vivantes ne se trouvent que dans les eaux peu profondes, jusqu'à dix brasses environ. Cela montre, ainsi que d'autres exemples, que la faune des grandes profondeurs ne contient pas toujours les formes les plus anciennes.

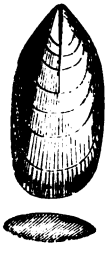


Fig. 57. — *Lingula ovata* (vue de face et en coupe).

Les *Discinidés*, au lieu d'avoir une coquille cornée comme les précédents, possèdent une coquille cornéo-calcaire. Les valves sont rondes et inégales conoïdes, avec des stries d'accroissement concentriques. Le pédoncule passe par un trou de la grande valve, sur laquelle on voit aussi deux impressions musculaires. Le genre *Discina* se montre dans le cambrien, un peu plus haut que les *Lingulella*. Il y en a près de cent espèces dans le cambrien et le silurien et des représentants presque identiques dans toutes les formations jusqu'à aujourd'hui. Ces espèces accompagnent les Lingules dans les eaux peu profondes, ex. : *D. lamellosa* des côtes du Chili. Il y a cependant une espèce dans les grands fonds de deux mille quatre cents brasses. Un genre voisin, *Trematis*, se trouve dans le silurien; il y a sur la coquille cornée un réseau régulier de fines bandelettes calcaires. Il n'y a pas de formes intermédiaires entre les *Lingulidés* et les *Discinidés*. Comme

ces familles apparaissent dès le cambrien le plus inférieur, il faut admettre qu'elles sont sorties d'une forme primitive précambrienne encore inconnue. Le genre *Discina* fournit seulement comme descendants modifiés le genre *Trematis* silurien et le genre *Discinolepis* du carbonifère. Au contraire les *Lingulidés* sont des formes d'où sont sorties de nouveaux groupes.

La famille des *Obolidés* se rapproche beacoup de celle des *Lingulidés*, mais le bord cardinal est plus épais et porte une fente pour le passage du pédoncule; la grande valve présente un septum médian. Le genre *Obolus* (fig. 58) commence dans le cambrien, et se développe

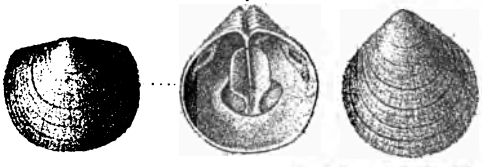


FIG. 58. — *Obolus Apollinis* (vue des deux valves et de l'intérieur de la grande valve).

dans le silurien. Les *Obolidés* sont faiblement représentés dans le dévonien et s'éteignent dans le carbonifère inférieur *(Neobolus)*. Certains *Lingulidés* conduisent aux *Obolidés* et attestent la parenté des deux familles. Chez les *Lingulella* il y a déjà inégalité entre les valves; la grande valve présente un bord plus épais, une sorte d'area avec fente pour le passage du ligament, et chez *Lingulepis* il y a un faible septum médian comme chez les *Obolus*.

La famille des *Trimérellidés* nous conduit aux Testicardinés. Le poids de substance calcaire de la coquille comparé à celui de substance organique croît déjà chez les

Obolidés et l'emporte sur le second; le calcaire existe presque seul chez les *Trimérellidés*. Ceux-ci se rattachent aux *Obolidés*. Le genre *Dinobolus* ressemble en grand au genre *Obolus*. Il y a une area développée, et dans chaque valve une plaque calcaire centrale servant d'attache aux

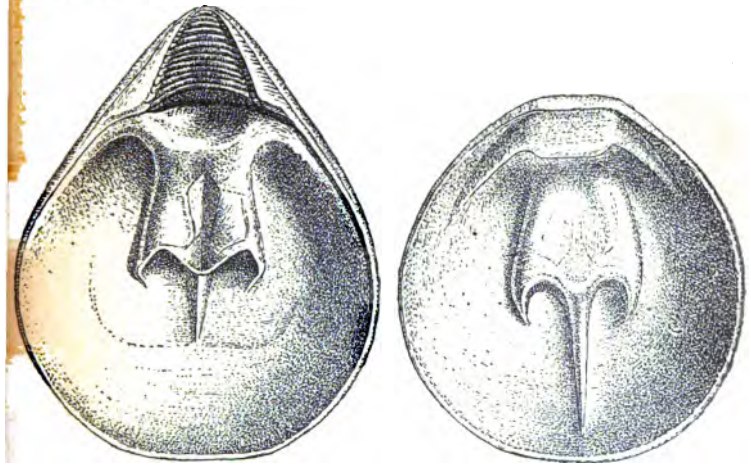


FIG. 59. — *Trimerella*.

muscles. Elle se montre parfois chez les *Obolidés (Leptobolus)*, mais prend un très grand développement chez *Trimerella* (fig. 59). Là elle se continue par un septum médian; l'area est grande avec un pseudodeltidium et chez quelques espèces il y a des dents cardinales faibles. Les *Trimérellidés*, presque toutes siluriennes sauf *Davidsonella* du carbonifère des Indes, nous conduisant donc aux Brachiopodes articulés et Neumayr regarde les formes suivantes: *Lingula*, *Lingulella*, *Lingulepis*, *Obolus*, *Leptobolus*, *Dinobolus*, *Trimerella*, comme les divers termes de l'évolution

Il faut mettre à part la famille des *Craniadés*. Ce sont de petits Brachiopodes à coquille calcaire qui sont fixés par la petite valve aplatie. Dans cette valve se trouve une saillie médiane nasiforme soutenant les muscles des bras. Les impressions musculaires sont très nettes, et l'ensemble forme, quand on regarde l'intérieur de la valve fixée, l'apparence d'une tête de mort. Il y a aussi des impressions digitiformes provenant du manteau. Le genre *Crania* (fig. 60) commence au silurien inférieur; mais se développe surtout dans le crétacé supérieur *(Crania*

Fig. 60. — *Crania divaricata* (intérieur de la petite valve).

parisiensis, craie de Meudon). Il existe encore aujourd'hui et surtout dans les mers froides *(C. anomala)*, ce qui est d'autant plus remarquable que la plus grande quantité de Cranies fossiles se rencontre surtout dans les couches du nord de l'Europe, Angleterre, Belgique, Scandinavie.

Testicardines sans appareil brachial. — Les Testicardines sont faiblement représentés dans le cambrien par quelques espèces d'Orthis; ils se multiplient dans le silurien inférieur et atteignent leur développement maximum dans le silurien supérieur et le dévonien, alors que les Ecardines sont déjà en décadence. Les Testicardines se divisent en deux grands groupes ; ceux qui n'ont pas d'appareil brachial (*Aphaneropegmata* de Waagen, *Eleutherobranchiata* de Neumayr) et ceux qui sont pourvus

d'un appareil de ce genre *(Pegmatibranchiata* de Neumayr). Les *Eleutherobranchiata* sont le type primitif; ils se rapprochent davantage des Ecardines et sont presque cantonnés dans les terrains primaires.

La famille des *Orthisidés* est la plus ancienne et présente un nombre extraordinaire de formes dans le silurien et le dévonien. La coquille est calcaire et généralement ponctuée. Le crochet est peu saillant, la charnière est longue et droite ; il y a une area sur chaque valve avec un foramen très net sur la grande et deux dents cardinales. Le genre *Orthis* présente près de quatre cent espèces dans le silurien et le dévonien ; il se montre dès le cambrien. Chez certaines espèces il y a des traces d'un appareil brachial, représenté par deux faibles *crura*.

On a séparé des *Orthis* sous le nom d'*Enteletes* des formes carbonifères qui, par le crochet saillant et courbé, les fortes côtes radiales rappellent certaines *Rhynchonellidés* comme les *Pentamerus*. La petite valve présente deux lamelles calcaires divergentes, assez grandes qui rappellent les crura des Rhynchonelles, mais la structure de la coquille est ponctuée tandis que celle des Rhynchonelles est fibreuse. Les deux genres ne paraissent donc pas être véritablement alliés (Neumayr).

Le genre *Orthisina* du silurien inférieur présente de grands rapports avec les Ecardines de la famille des *Trimérellidés*. A l'intérieur de la grande valve on voit sous le crochet une grande plaque calcaire se continuant par un septum médian, comme chez *Trimerella*. Quant aux dents, suivant les espèces elles sont développées ou très faibles, ce qui rapproche encore des *Trimérellidés*. On peut donc supposer que les *Orthisidés* d'une part et les *Trimérellidés* d'autre part sont sortis d'un même groupe

cambrien primitif. On ne peut admettre qu'il y ait filiation directe, car le genre *Orthisina* est du silurien inférieur et les *Trimérellidés* du silurien supérieur.

D'autres genres d'*Orthisidés* qui n'ont jamais trace d'appareil brachial sont les genres *Strophomena*, *Leptæna*, *Streptorhynchus*. Chez tous, la ligne de la charnière est droite et très longue; il y a une area sur chaque valve et une fente fermée par un pseudodeltidium. Il y a toujours cependant un foramen pour le passage du pédoncule. Chez les *Strophomena* (fig. 61) et les genres voisins

Fig. 61. — *Strophomena rhomboïdale.*

l'une des valves est concave et l'autre convexe. La place occupée par l'animal est très petite. Dans le genre *Strophomena* les deux valves se recourbent jusqu'à faire un angle droit, il y a comme un genou, ce qui n'a pas lieu dans le genre *Leptæna*. L'ornementation consiste en stries d'accroissement ondulées et en lignes rayonnantes. Celles-ci existent seules chez les *Leptæna*. Les dents cardinales sont fortes et les impressions musculaires sont bien développées. Tout ce groupe de formes est abondant dans le silurien, le dévonien, il se trouve également dans le carbonifère et le permien. On a signalé les différentes espèces de *Leptæna* dans le lias de Normandie et d'autres localités, mais MM. Munier-Chalmas et Bittner ont montré que ces prétendues *Leptæna* avaient une structure

fibreuse et des spirales calcaires, par conséquent elles doivent être rapportées au groupe des *Pegmathoranchiata*.

La famille des *Productidés* est très voisine de celle des *Orthisidés* et il est difficile d'établir une limite tranchée entre ces deux familles. La coquille est libre ou fixée; il n'y a pas de foramen, donc pas de pédoncule. La grande valve est convexe et la petite concave. Chez beaucoup les dents existent *(Chonetes, Strophalosia)*, chez d'autres elles manquent *(Productus)*. Il y a des perforations commençant à la face interne des valves, mais qui n'arrivent pas jusqu'à la surface. Les caractères les plus remarquables des Productidés, sont : 1° la présence de longues épines creuses sur la coquille, 2° l'existence dans la petite valve d'empreintes réniformes qu'on appelle les moules brachiaux. Les épines sont placées soit le long de la charnière, soit sur toute la coquille. Le *Chonetes* en a seulement sur le bord de l'area, les *Productus costatus* du carbonifère et *Geinitzii* du permien en ont sur toute la surface; les *Strophalosia (S. Goldfussi)* du permien en sont absolument couverts. Ces épines peuvent devenir très longues chez certains *Productus* et atteindre trois ou quatre fois le diamètre de la coquille. Ces appendices s'ouvrent à l'intérieur de la coquille; on peut donc les regarder comme des canalicules particulièrement longs qui dépassent la surface extérieure L'animal n'ayant pas de pédicule pour s'attacher, on suppose qu'à l'aide de ses épines il restait suspendu aux plantes marines, par exemple aux fucus. Quant aux empreintes réniformes leur signification est encore douteuse. On ne peut pas les regarder comme l'empreinte de vaisseaux, car chez certains *Chonetes*, outre ces empreintes

réniformes on voit des empreintes vasculaires toutes différentes. On doit probablement les considérer comme le rudiment d'un appareil de soutien pour les bras, qui laissent d'ailleurs sur la grande valve deux empreintes en spirale.

Le genre le plus ancien des *Productidés* est le genre *Chonetes* qui apparaît dans le silurien inférieur. Il rappelle par tout son aspect les *Leptæna*; il n'en diffère que par une double rangée d'épines dans le voisinage de la ligne cardinale implantées sur le bord de la grande valve. Les impressions réniformes sont faibles, et elles ne se retrouvent pas dans les plus anciens *Chonetes*, ceux du silurien; on trouve d'ailleurs des traces de ces impressions chez beaucoup de *Strophomena*. On peut regarder par suite les *Chonetes* comme intermédiaires entre les *Orthisidés* et les *Productidés*.

FIG. 62. — *Productus horridus.*

Le genre *Productus* (fig. 62) apparaît dans le dévonien; il atteint un développement extraordinaire dans le carbonifère et disparaît dans le permien. Les épines très grandes chez certaines espèces *(P. Geinitzii)* sont faible chez d'autres ou disparaissent. Dans la petite valve o trouve une apophyse cardinale développée tandis que l grande valve ne présente aucune trace de dents. Le genr

Productus est donc un type dérivé du genre *Chonetes* avec perte des dents. C'est parmi les Productus qu'on trouve les plus grands Brachiopodes; le *Productus giganteus* du calcaire carbonifère a une longueur dépassant un pied.

Aux *Productidés* se rattachent étroitement quelques formes de carbonifère supérieur de Chine et des Indes connues sous le nom de *Richthofenia*. Au premier abord on croit avoir à faire à des Coralliaires, de là le nom de *Coralliopsidés* donné par Waagen à ces animaux. Extérieurement le *Richthofenia* ressemble à un Coralliaire isolé avec des prolongements radiculaires. Ceux-ci ne sont autre chose que les trous d'épines creuses brisées comme chez les *Productidés*. La forme coralliaire provient de la croissance rapide d'une couche extérieure de la coquille qui manque chez les autres Brachiopodes et qui enveloppe ici toute la coquille; en l'enlevant on trouve deux valves normalement construites. Il y a un pseudodeltidium. La grande valve a un accroissement en hauteur très rapide que n'a pu suivre l'animal, par suite il s'est retiré vers le haut et s'est séparé du reste par des cloisons irrégulières, de sorte qu'il y a une sorte de tabulation rappelant celle de certains Coralliaires. On voit donc que le genre *Richthofenia* est un genre aberrant se rattachant aux *Productidés* (Neumayr).

Brachiopodes munis d'un appareil brachial sans cônes spiraux. — Les Testicardines munis d'un appareil brachial (ou *Pegmatobranchiata)* peuvent présenter, comme les *Spirifers*, des cônes spiraux, ou en être dépourvus. Les premiers ont été appelés par Waagen *Helicopegmata* et les seconds *Campylopegmata*. Il faut remarquer toutefois que la différence entre les deux groupes ne doit pas

être exagérée. Chez tous les Brachiopodes l'extrémité des bras est enroulée en spirale, mais chez les *Helicopegmata* tout le bras est soutenu par un support calcaire, tandis que chez les *Campylopegmata* il n'est soutenu que dans sa partie basilaire. Il faut remarquer en outre qu'on ne doit pas s'attendre à trouver des intermédiaires entre les deux groupes, car s'il existait des intermédiaires, la partie spirale enroulée devait être faiblement calcifiée et fragile ; or il est déjà très difficile d'obtenir dans un état satisfaisant les appareils spiraux les mieux développés.

L'appareil brachial le plus simple se montre dans la famille des *Rhynchonellidés*. Il s'y compose simplement de deux courtes crura recourbées ; il y a dans la petite valve un court septum médian. Dans la grande valve se

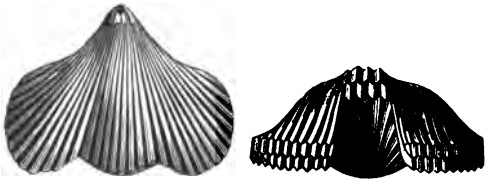


Fig. 63. — *Rhynchonella vespertilio.*

trouvent deux grosses dents. Le crochet n'est pas troué, il est arqué et pointu comme un bec (d'où le nom de *Rhynchonella)* ; le foramen est placé sous le crochet et porte un deltidium. La structure est fibreuse. Le genre *Rhynchonella* existe déjà dans le silurien inférieur, se montre dans toutes les couches géologiques avec une grande variété de formes et particulièrement dans le jurassique et le crétacé. A l'époque actuelle on en trouve encore six espèces qui habitent pour la plupart les mers froides (ex. : *Rhynchonella psittacea)* ce qui montre une

fois de plus que les formes géologiquement les plus anciennes n'habitent pas toujours les mers chaudes, comme on le dit souvent. La plasticité du genre *Rhynchonella* est remarquable; il est souvent difficile de distinguer les espèces; une série de formes se rattachent aux *R. rimosa*, *R. varians*, *R. lacunosa* du jurassique, *R. vespertilio* du crétacé (fig. 63). C'est probablement la mobilité du type *Rhynchonella* qui lui a permis de se maintenir jusqu'à nos jours.

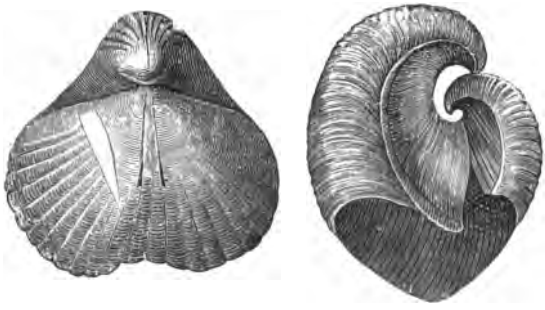


FIG. 64. — *Pentamerus galeatus*.

Aux Rhynchonelles se rattachent des formes présentant des cloisons internes. Tel est le genre *Dimerella* triasique avec un septum médian très développé dans la petite valve, le genre *Camarophoria* du carbonifère présentant une cloison médiane dans la grande et la petite valve. Un genre où le cloisonnement est extrêmement développé est le *Pentamerus* du silurien et du dévonien (fig. 64). La petite valve présente deux cloisons prolongeant les plaques crurales, la grande en présente une qui à sa partie cardinale forme deux plaques (plaques dentaires) allant à la rencontre des deux cloisons de la petite valve. La coquille est ainsi partagée en trois

chambres. On a admis l'existence de cinq chambres (d'où le nom de *Pentamerus)* en supposant à tort que la ligne commissurale des valves pénétrait sous forme de deux cloisons dans les deux chambres latérales. Un cloisonnement analogue à celui du *Pentamerus* se trouve dans un genre de Brachiopodes, le *Porambonites* sans appareil brachial et qui par son area et son deltidium se rapproche des Orthidés. Ce genre se trouve dans le silurien. On voit donc que le *Pentamerus* rattache les *Rhynchonellidés* aux formes dépourvues d'appareil brachial, et qu'il est probablement la souche de la famille.

La famille des *Térébratulidés* est caractérisée par sa coquille ponctuée et par son appareil brachial en forme de nœud. Le crochet est perforé. Les formes la plus anciennes sont la *Waldheimia* et quelques genres voisins qui se trouvent déjà dans le silurien. Le nœud est long et il y a un septum médian bien développé. Le genre *Waldheimia,* encore vivant aujourd'hui en Australie *(W. flavescens),* paraît la forme primitive des *Térébratulidés.* Son appareil brachial se compose de deux branches descendantes qui se recourbent ensuite vers le haut et s'unissent par un pont. Certains genres se rattachent intimement à la *Waldheimia* et n'en diffèrent que par quelques particularités secondaires : dans *Zeilleria* (ex.: *Z. numismalis* du lias) l'appareil brachia est le même, mais il y a deux petites cloisons dans le crochet; dans *Aulacothyris* (ex.: *A. impressa*, de l'oxfordien), il y a une dépression sur la petite valve. D'autres genres ont avec la *Waldheimia* des rapports remarqua bles. Ainsi dans la *Terebratella* du lias l'appareil brachia très long est identique à celui de la *Waldheimia*, mai chacune des branches descendantes est unie au septum

par une traverse. Chez la *Megerlea* du jurassique supérieur, les branches montantes aussi bien que les descendantes s'unissent au septum par des traverses. Chez le *Magas* qui commence encore plus tard (ex.: *M. pumilus*, du sénonien supérieur), le septum se dilate considérablement en bas et l'appareil brachial s'unit intimement à lui. Cette disposition s'accentue encore dans le *Platidia* où l'appareil brachial se compose de deux simples rubans calcaires qui s'attachent à un septum fourchu. Or, on a reconnu que, dans sa jeunesse, la *Waldheimia* présente un appareil brachial uni par des traverses au septum, et traverse des stades de développement qui rappellent successivement les genres *Platidia*, *Magas*, *Megerlea*, *Terebratella*. Ceux-ci étant plus récents que les *Waldheimia* on ne peut les regarder comme les ascendants de ce dernier genre; on doit les considérer comme des descendants qui, à l'âge adulte, conservent les caractères embryonnaires de la forme originelle.

Les vraies *Térébratules* ont un appareil brachial moins long que les precédents et ne possèdent pas de septum médian. Elles débutent dans les trias, prennent un développement extraordinaire dans le jurassique et le crétacé; enfin, elles existent encore dans le tertiaire et à l'époque actuelle. Il y a des formes de transition entre les *Térébratules* et les *Waldheimia*. Dans *W. juvenis* du dévonien d'Angleterre l'appareil brachial se raccourcit sensiblement; c'est encore plus net dans le *Dielasma* du dévonien et du carbonifère. Dans *Cœnothyris (Terebratula vulgaris)* du Muschelkalk, le nœud brachial est plus grand que chez les autres Térébratules et il y a encore un septum. On peut donc dire que les formes à nœud court sont sorties des formes à long nœud.

Le genre *Terebratulina* qui apparaît au jurassique et qui est surtout abondant à l'époque crétacée présente une sorte de collier dû à ce que les branches descendantes présentent chacuneune saillie. Ces saillies se réunissent sur la ligne médiane et forment avec le pont antérieur une sorte d'anneau. Celui-ci ne se forme que dans le cours du développement; il est d'abord ouvert, ce qui conduit à penser que les Térébratulines ont pris naissance des Térébratules.

La forme des Térébratules est très variable. Le bord opposé au crochet peut être régulièrement arrondi, ou bien présenter des angles *(Zeilleria digona)* ou présenter deux plis très nets *(Terebratula biplicata)*, etc. Très souvent, il y a toute une série d'espèces difficiles à distinguer les unes des autres et qui présentent des formes de passage. Telle est la série de *T. biplicata* extrêmement nombreuse. De même, il est difficile de distinguer la *Terebratulina caput serpentis* encore vivante dans la mer du Nord de la *T. substriata* de la craie blanche. Il paraît y avoir continuité de l'une à l'autre. D'autres séries de formes variables sont celles de *Terebratula nucleata* et de *T. ornithocephala*. On peut citer aussi celle de *T. diphya* ou *Pygope diphya* du jurassique supérieur. Ici se produit un phénomène remarquable. La partie centrale cesse de s'accroître, tandis que se développent deux ailes latérales. Celles-ci s'allongent de plus en plus et convergent enfin sur la ligne médiane en laissant un trou central. Ces Térébratules perforées sont communes dans le tithonique du Midi de l'Europe *(P. Janitor, P. diphya)*. Il y en a aussi à la base du néocomien *(P. diphyoïdes)* (fig. 65).

Un fait remarquable est l'influence de la sédimentation

sur la forme des Térébratules. La modification de forme est en rapport avec le mode de dépôt des couches, comme l'a montré M. Oehlert. Il y a passage entre deux formes extrêmes quand la sédimentation a été ininterrompue. Ainsi les *Zeilleria cornuta* et *Z. quadrifida* du lias passent de l'une à l'autre en Angleterre, et restent distinctes en Normandie où les conditions du dépôt sont différentes.

FIG. 65. — *Terebratula diphyoïdes (Pygope diphyoïdes).*

La famille des *Thécidiidés* comprend des Brachiopodes remarquables par l'appareil apophysaire qui a la forme d'une bande suivant le pourtour de la coquille. Dans le genre *Thecidium*, cette bande est soudée dans toute sa longueur à la coquille et présente des prolongements tournés vers le dedans et ressemblant à des piquants. La Thécidie est de petite taille; elle vit dans la Méditerranée et se trouve déjà dans le trias des Alpes. Elle a survécu aux époques secondaires et tertiaire sans modifications sensibles. Le genre *Argiope* également représenté aujourd'hui présente une bande calcaire comme les

Thécidies, mais beaucoup plus simple et qui ne se soude à la petite valve que par quelques points. Il existe déjà dans le jurassique. Ces deux genres se fixent aux corps sous-marins.

On peut rattacher à la famille précédente et aux *Térébratulidés* le genre *Stringocephalus* du dévonien *(S. Burtini)* (fig. 66). Il ressemble à une Térébratule fortement

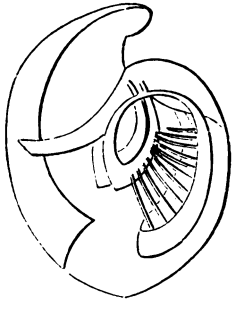


FIG. 66. — Coupe du *Stringocephalus Burtini*.

FIG. 66 *bis*. — *Stringocephalus Burtini*.

bombée avec un crochet saillant et crochu. Sous le crochet se trouve un foramen avec un deltidium. L'apophyse cardinale est très grande et se bifurque pour venir embrasser le septum de la grande valve. Il y a un septum à la petite valve, et un appareil brachial formant deux anses dont l'inférieure présente des prolongements en forme de dents.

Brachiopodes pourvus de cônes spiraux. — Les Brachiopodes dont l'appareil brachial présente des cônes spiraux sont très anciens. Ils commencent au silurien, ont to leur développement à l'époque primaire et quelques-ur à peine atteignent le lias.

La famille des *Atrypidés* se trouve exclusivement dar

le silurien et le dévonien. Certaines espèces même sont vivaces, ainsi l'*Atrypa reticularis* passe du terrain inférieur dans le terrain supérieur (fig. 67). Par la forme extérieure les *Atrypidés* ressemblent absolument aux *Rhynchonellidés*. On ne peut les en distinguer que par l'appareil brachial qui se compose de deux cônes spiraux dont les sommets se dirigent vers le milieu de la petite valve et par suite se regardent. Il faut remarquer toute-

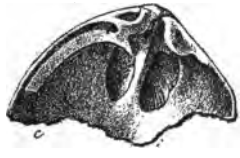


Fig. 67. — *Atrypa reticularis* (vue du crochet).

fois que les bras spiralés des Rhynchonelles rappellent par leur forme et leur position les cônes spiraux des *Atrypidés*, et par suite la seule différence c'est que chez ces derniers il y a une calcification. On peut donc dire qu'il y a parenté évidente entre les deux groupes ; et il faut regarder le type à spirales calcaires, celui des Atrypidés comme le type primitif, car un type où la calcification est complète est moins différencié qu'un autre où une partie seulement des bras est soutenue tandis que le reste est libre.

Les *Konickinidés* sont de petits Brachiopodes particuliers au trias et au lias. On trouve à l'intérieur deux cônes spiraux dont les sommets se dirigent vers la grande valve. Ex. : *Koninckina* du trias, *Koninckella* du trias et du lias. La grande valve est convexe et la petite concave, de sorte que la place occupée par l'animal était petite. Par toute leur apparence, ces Brachiopodes se rappro-

chent des *Strophomena* et des *Leptæna* et n'en diffèrent que par leur appareil brachial.

La famille des *Nucleospiridés*, dont le principal genre est le genre *Retzia* des terrains primaires et du trias, rappelle étrangement la famille des *Térébratulidés*. Il n'y a pas d'area, le crochet est perforé, la coquille est ponctuée. L'appareil brachial se compose de deux cônes dont les sommets se dirigent vers les côtés; ils sont réunis par une sorte de pont analogue à celui des *Waldheimia*. Cette famille comme on le voit s'est développée avant

Petite valve — Grande valve avec plaques dentaires — Vue d'ensemble

FIG. 68. — *Spirigera concentrica*.

celle des *Térébratulidés* et celle-ci en est probablement sortie. Ici comme pour les *Atrypidés*, les types à spirales calcaires ont précédé ceux dépourvus de calcification. Il faut rapprocher aussi des *Nucleospiridés* les *Athyridés* dont le principal genre est *Athyris* ou *Spirigera* (ex. : *A concentrica* du dévonien, fig. 68). Les cônes spiraux sont disposés de la même manière que les précédents avec un pont plus développé, mais la structure de la coquille est fibreuse.

La famille des *Spiriféridés* est très importante. Ils se séparent des précédents par leur ligne cardinale longue et droite, leur area très développée avec une ouverture

triangulaire fermée souvent par un pseudodeltidium. Les cônes spiraux sont dirigés vers les bords latéraux de la coquille comme chez les *Athyris* ; ils s'attachent séparément aux crura qui sont souvent unies par une traverse.

Le genre le plus ancien est le genre *Cyrtia* du silurien et du dévonien. L'area est énorme et présente un pseudodeltidium portant une ouverture arrondie. Le genre *Spirifer* (fig. 69) joue un rôle très important dans les

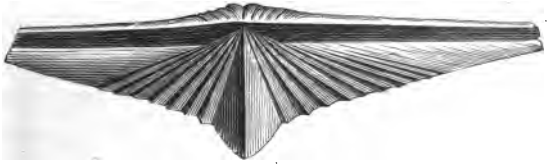


FIG. 69. — *Spirifer macropterus.*

terrains primaires. Il existe depuis le silurien, se développe dans le dévonien *(S. Verneuili)*, le carbonifère, *(S. mosquensis)* et s'éteint dans le permien. Au delà il est remplacé par le genre *Spiriferina* où la coquille est ponctuée tandis qu'elle ne l'est pas chez les vrais Spirifers. Le genre *Spiriferina* commence au calcaire carbonifère, mais se développe surtout dans le lias *(S. rostrata)*. La forme des *Spiriféridés* est variable, les ailes sont plus on moins allongées suivant la dimension de la charnière. Ils rappellent souvent les *Orthis* et ont peut-être avec eux des rapports de parenté comme les *Nucléospéridés* avec les *Térébratulidés* et les *Atrypidés* avec les *Rhynchonellidés*.

Aux Spiriféridés on peut rattacher le genre *Uncites* du dévonien *(U. gryphus)* qui accompagne le *Stringocephalus*. Le crochet est très long, recourbé et percé d'un très petit

trou; il y a de fines stries radiales et la structure est fibreuse. Les cônes spiraux s'attachent comme ceux des Spirifers.

Evolution des Brachiopodes. — Nous pouvons maintenant résumer en quelques mots ce que l'on sait sur l'évolution des Brachiopodes. Les Écardines ont paru les premiers avec les genres *Lingula*, *Lingulella*. Par les *Trimerella* ils donnent naissance aux Testicardines. Chez ceux-ci, les types primitifs sont dépourvus d'appareil brachial et le genre *Orthisina* a de grands rapports avec les *Trimerella*. De ces Brachiopodes sans appareil brachial sont probablement sortis ceux qui possèdent des cônes spiraux; ainsi les *Spirifers* seraient sortis des *Orthisidés*, les *Koninckinidés* des *Strophoménidés*. Enfin certains de ces groupes à cônes spiraux auraient fourni par décalcification progressive de l'appareil brachial des familles sans spirales. Des *Atrypidés* seraient sortis les *Rhynchonellidés* et des *Nucléospiridés* les *Térébratulidés*.

Affinités des Brachiopodes et des Bryozoaires. — Les Brachiopodes ont d'incontestables affinités avec les Bryozoaires et les Vers. Elles ont été surtout mises en évidence par Morse. Chez les Brachiopodes et les Bryozoaires il y a des organes segmentaires sur les côtés du tube digestif. Les larves des Brachiopodes ressemblent à celles des Loxosomes, la larve de Lingule ressemble absolument à celle d'un Bryozoaire nageur. Les deux bras du Brachiopode correspondent nettement au lophophore des Bryozoaires.

Quant aux rapports des Brachiopodes et des Vers ils résultent surtout : 1° de l'existence d'organes segmentaires; 2° de la forme de la larve. Celle-ci est composée de trois segments comme celle des Annélides et présente

comme ces dernières des faisceaux de soies qui se montrent également sur le manteau des Brachiopodes. On sait que la structure de la coquille des Brachiopodes diffère beaucoup de celles des Mollusques, qu'il y a des canalicules qui la traversent. On a assimilé ces tubes aux pores du derme des Annélides. La conclusion à laquelle il faut s'arrêter, c'est que les Bryozoaires et les Brachiopodes forment un groupe (celui des *Molluscoïdes)* qui se rattache aux Vers et qui en a tiré son origine. Les Mollusques se rattachent aussi aux Vers par la forme de leurs larves ; de sorte qu'on regarde les Molluscoïdes et les Mollusques comme sortis du groupe des Vers, comme les rameaux divergents d'une même souche.

CHAPITRE VII

LES MOLLUSQUES

GASTÉROPODES ET PTÉROPODES

I *Gastéropodes*. Organisation générale. Coquille. Opercule. Gastéropodes paléozoïques. Leur descendance. Polyplacophores. Gastéropodes de l'époque secondaire. Gastéropodes tertiaires et actuels : 1° Holostomes ; 2° Siphonostomes. Gastéropodes Opistobranches et Pulmonés. II. *Ptéropodes*. Relation des formes fossiles et des formes actuelles. Conulaires. Origine des Ptéropodes.

I. GASTÉROPODES

Organisation générale. — Les Gastéropodes sont les lollusques plus ou moins analogues à l'Escargot, munis 'une tête distincte et dont la partie inférieure du corps rme une large surface (le pied) servant à la reptation.

La tête présente des yeux, des tentacules, des mâchoires et en outre une plaque cornée ou *radula* hérissée de petites dents. Le corps est asymétrique; les orifices digestifs s'ouvrent plus ou moins près l'un de l'autre et ne sont jamais dans un même plan médian. Sur le dos se trouve un repli des téguments, le *manteau*, qui se prolonge sur les côtés du corps; entre le pied et le manteau se montrent les branchies. Le manteau peut se prolonger en avant sous forme d'une sorte de tube ou de siphon.

Coquille. — Le corps est généralement protégé par une coquille dont l'orifice (ou *bouche)* livre passage au pied, à la tête et à une partie du manteau. C'est celui-ci qui secrète la coquille. Généralement cette coquille est enroulée en spirale. Pour la décrire on convient généralement de la placer, la pointe en haut et la bouche en bas, ou ce qui revient au même, la pointe en arrière et la bouche en avant. C'est la position qu'elle occupe chez l'animal; toujours celui-ci, dans la marche dirige la bouche en avant et la pointe obliquement en arrière.

Les tours de spire s'enroulent autour d'un axe creux ou plein ; dans ce dernier cas l'axe est appelé *columelle.* Le sommet de la coquille ou *nucléus* a une forme différente du reste; c'est la partie embryonnaire de la coquille ; elle peut disparaître dans le cours du développement. Les tours s'enroulent généralement de gauche droite, la coquille est dite alors *dextre;* la bouche est dirigée à la droite de l'observateur. Si l'ouverture est à gauche, ce qui est rare *(Physa, Clausilia),* la coquille est *sénestre,* les tours progressent de droite à gauche. L ligne qui marque la limite d'un tour et de celui qui l suit s'appelle *suture.*

L'orifice ou *bouche* de la coquille présente des cara

tères importants. Son contour s'appelle le *péristome*. Il peut être ininterrompu, alors la coquille est dite *holostome*. L'ouverture peut aussi être échancrée ou prolongée en un canal plus ou moins long (exemple : *Fusus)* qui loge un prolongement du manteau ou siphon ; la coquille est alors *siphonostome*. Le bord externe (ou droit) de l'ouverture est le *labre*, le bord interne (ou gauche), est le bord columellaire ou *labium*. Le labre peut présenter diverses particularités ; il est tantôt épaissi et courbé en dehors *(Bulimus)*, tantôt courbé vers le dedans *(Cypræa)*.

L'animal est rattaché à sa coquille par un muscle fixé à la columelle ; c'est le muscle adducteur. Il laissse sur la coquille une impression en fer à cheval ou divisée en deux cicatrices, dont les cornes sont tournées du côté de la tête du mollusque.

La structure histologique de la coquille est bien différente de celle des Brachiopodes. On trouve sous un épiderme une masse d'apparence homogène sur laquelle peut se trouver une couche nacrée. Celle-ci est formée de fines lamelles ondulées. Quant à la masse porcelanique qui paraît homogène, elle est composée de lamelles empilées formées de petits prismes obliques. Ceux d'une même lamelle sont parallèles entre eux, mais l'orientation change d'une lamelle à la suivante.

Opercule. — Chez beaucoup de Gastéropodes on trouve à la partie postérieure du pied une pièce spéciale cornée ou incrustée de calcaire. C'est l'*opercule*. Il ferme l'ouverture quand l'animal se retire dans sa coquille. Suivant les cas l'opercule a une structure concentrique ou présente une forme spirale.

Les Gastéropodes Pulmonés, comme l'Escargot, n'ont

pas d'opercule permanent. L'hiver ils ferment leur coquille à l'aide d'une mucosité riche en calcaire, qui se dessèche. Cet opercule temporaire *(épiphragme)* disparaît au printemps.

Gastéropodes paléozoïques. — Leur descendance. — Les Gastéropodes apparaissent dès le cambrien. Tous les genres paléozoïques sont Holostomes, et appartiennent comme l'a montré la comparaison des coquilles avec les coquilles actuelles, au groupe des *Prosobranches*. On appelle ainsi les Gastéropodes dont les branchies sont placées en avant du cœur. Les genres paléozoïques les plus remarquables sont les genres *Pleurotomaria, Bellerophon, Euomphalus*.

FIG. 70. — *Pleurotomaria conoïdea.*

FIG. 71. — *Murchisonia intermedia.*

Les *Pleurotomaria* (fig. 70) sont caractérisés par leur coquille large et conique. Le labre porte une fente plus ou moins profonde qui se ferme d'elle-même en arrière au fur et à mesure que la coquille grandit ; il en résulte

sur tous les tours une cicatrice ayant la forme d'une bande. Les Pleurotomaires présentent un grand nombre d'espèces, et se prolongent à travers le secondaire et le tertiaire jusqu'à l'époque actuelle. Aujourd'hui on en connaît encore quatre espèces dans l'océan Pacifique. Le genre *Pleurotomaria* nous fournit un nouvel exemple de la persistance de certains types sans modification importante; c'est ainsi que les *Pleurotomaria Quoyana* et *P. Rumphi* actuelles diffèrent très peu des espèces anciennes du lias. A côté des *Pleurotomaria* se placent les *Murchisonia* (fig. 71), qui s'en distinguent seulement par leur spire plus allongée et turriculée. Ce genre est commun dans toutes les couches paléozoïques et se continue dans le trias.

Les *Euomphalus* ont une coquille discoïdale ; la spire est très déprimée; les tours se touchent, mais ne sont pas embrassants. Il y a une ou deux carènes par chaque tour de spire (exemple : *E. pentangulatus)*. La bouche porte une échancrure près de la carène supérieure. Souvent la coquille présente à l'intérieur plusieurs cloisons régulières; le sommet est rempli par un dépôt calcaire. Les *Euomphalus* atteignent leur apogée dans le dévonien et le carbonifère. Ils ont donné naissance à des formes peu différentes, les *Discohelix*, communs dans le trias et le jurassique et dont la section des tours est quadrangulaire. On peut les regarder aussi comme la souche des *Solarium* actuels qui ont de nombreux représentants dans les mers tropicales. Le genre *Solarium* est très répandu dans le crétacé et le tertiaire. Le cône de la coquille est très surbaissé, la bouche est quadrangulaire, l'opercule est spiral; il est corné ou calcaire; dans ce dernier cas il est très épais et rappelle celui des *Maclurea*,

genre cambrien intimement uni aux *Euomphalus*, et commun dans les couches d'Amérique.

Des types aujourd'hui très bien représentés sont ceux des *Turbo* et des *Trochus*. Ils apparaissent dès le silurien et prennent immédiatement une grande importance. On les a divisés en un grand nombre de genres et de sous-genres. La coquille est spirale, assez allongée. L'opercule est calcaire chez les *Turbo* et corné chez les *Trochus*. Il y a toujours une couche interne nacrée. Chez les *Turbo* le dernier tour est arrondi et ventru, la bouche est circulaire; chez les *Trochus* le dernier tour est plus ou moins anguleux et la bouche est quadrangulaire. Il y a d'ailleurs des transitions entre les deux groupes. Les espèces anciennes sont plus petites que les récentes. Telles sont parmi les *Turbo* les *Cyclonema* et *Turbonellina* du silurien, et parmi les *Trochus*, le genre *Trochonema*.

Tandis que les groupes précédents se sont tous multipilés et ont fourni jusqu'à l'époque actuelle des formes nouvelles, le groupe des *Bellerophon* n'a eu qu'une existence. Ce groupe qui comprend plusieurs genres : *Bellerophon* (fig. 72), *Cyrtolites*, *Porcellia* communs au cambrien, atteint son apogée dans le carbonifère et s'étend au trias. La coquille est remarquable et se distingue de celle des Gastéropodes typiques. Au lieu d'être enroulée en hélice, elle est globuleuse et ses tours sont dans un même plan. Le bord externe de l'ouverture porte une entaille qui se continue sur le dos par une bande qui suit le milieu des tours. Le bord interne est épaissi. Cette coquille ressemble par sa forme à celle des Hétéropodes actuels, animaux pélagiques dont le pied constitue une nageoire verticale. Elle rappelle en particulier la coquille des *Atlanta;* elle en diffère cependant par son épaisseur

et sa solidité. Les coquilles des Hétéropodes sont en effet très fragiles, ce qui explique leur rareté à l'état fossile. On n'en trouve que quelques-unes dans le tertiaire. Bien des paléontologistes placent cependant les *Bellérophontidés* parmi les Hétéropodes. On devrait alors considérer ceux-ci comme un rameau aberrant détaché des Gastéropodes typiques dès le commencement des temps primaires et les *Atlanta* actuels seraient les descendants des Bellérophons, mieux adaptés à la vie pélagique grâce à la légèreté de leur coquille.

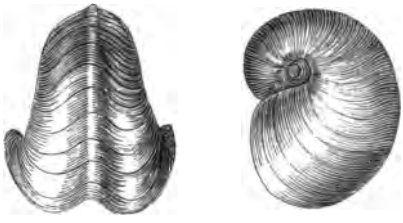


FIG. 72. — *Bellerophon bilobatus* (vu de dessus et de profil).

Polyplacophores. — Dans les couches paléozoïques apparaissent également des Mollusques remarquables, les *Chitons*. Ils se distinguent des Gastéropodes typiques par leur coquille multiple. On trouve en effet sur leur dos huit plaques mobiles, qui leur ont valu, de Blainville, le nom de Polyplacophores. Les plus anciens se montrent dans le silurien inférieur, et ce type se continue jusqu'à l'époque actuelle sans modifications notables. Les Mollusques sont vraisemblablement sortis des Vers, comme l'indique l'embryologie et l'anatomie comparée. On a par suite été tenté de voir dans les Chitons la souche des Mollusques et leur lien avec les Vers Annelés. Mais il faut remarquer que les Chitons ne sont pas les Mollus-

ques les plus anciens; les Pleurotomaires remontent plus haut qu'eux et datent du cambrien; en outre jamais on ne trouve chez les jeunes Mollusques d'indice d'une coquille fragmentée. Il faut donc admettre que les Polyplacophores constituent un rameau aberrant qui s'est détaché de bonne heure de la souche commune des Gastéropodes, dont les Chitons possèdent la radula caractéristique.

Gastéropodes de l'époque secondaire. — Les Gastéropodes prennent un grand développement dans les terrains secondaires. Plusieurs types encore faiblement représentés dans les couches paléozoïques vont prospérer et se différencier. Telle est la famille des *Naticidés* comprenant des coquilles globuleuses à spire courte; la bouche, arrondie en avant, est angulaire en arrière. Dès le dévonien et surtout dans le carbonifère, on trouve le genre *Naticopsis* reconnaissable à sa lèvre interne plus ou moins aplatie. Cette famille a donné naissance à celle des *Ampullariidés*, Mollusques qui vivent aujourd'hui dans les eaux douces ou saumâtres des régions chaudes et qui, outre des branchies, possèdent un sac pulmonaire. Il est souvent difficile de distinguer les coquilles de celles des *Naticidés*. Les *Ampullaria* fossiles se trouvent dès le lias inférieur (ex.: *A. angulata* et *A. carinata* d'Hettingen).

Aux *Pleurotomaridés* et aux *Trochidés* de l'époque primaire, se rattachent les *Pseudomélaniadés* et les *Turritellidés*. La première famille comprend des coquilles à tours nombreux, à bouche entière ou munie d'une petite fente en arrière. Ce groupe commence dès le dévonien avec le genre *Macrocheilus* où le dernier tour est très grand. Ce genre se termine au trias. Il en est d

même du *Loxonema* à coquille plus allongée. Il a donné naissance au genre *Chemnitzia* qui en diffère très peu et se continue du trias à travers le jurassique et le crétacé, jusqu'à l'éocène. Les *Turritellidés*, remarquables par leur coquille très allongée, dérivent aussi des Gastéropodes primaires et certaines espèces sont difficiles à distinguer des *Murchisonia*. Cette famille qui prend un grand développement à l'époque tertiaire est représentée dès le trias; le sous-genre *Arcotia*, démembré du grand genre *Turritella*, se trouve dans le jurassique et le crétacé. Le genre *Glauconia* à lèvre interne épaissie est très commun dans le crétacé.

Les *Paludinés* ont avec les *Naticidés* une origine commune. Elles commencent avec la fin du jurassique. Le genre *Paludina (Vivipara)*, reconnaissable à sa bouche ovale un peu pointue en arrière, se montre dans les couches d'eau douce du wealdien (ex.: *P. fluviorum)*. Nous les verrons se développer et varier d'une manière remarquable dans les couches tertiaires. Avec les Paludines wealdiennes, on trouve d'autres mollusques d'eau douce, de petite taille : les *Bythinies* qui les accompagnent toujours.

C'est dans les couches secondaires qu'apparaissent les premiers Gastéropodes Siphonostomes. Dès le trias, on trouve l'importante famille des *Cerithidés* qui paraît être la souche de la plupart des Siphonostomes. Dans le genre *Cerithium* se montre à tous les degrés le caractère Siphonostome; la bouche est allongée, et peut simplement se prolonger en avant ou bien former un canal bien développé. Les Cérithes secondaires présentent le premier cas; leur canal est très court. On en a fait plusieurs sous-genres, ex.: *Fibula* du trias et du jurassique, et

Cerithinella du jurassique également. Avec le crétacé se montrent les Cérithes typiques avec canal développé (ex.: *C. hispidum).*

Un autre groupe de Siphonostomes, destiné à prendre une grande extension dans le tertiaire, est la famille des *Fusidés*. Le genre *Fusus*, à canal long et droit, se développe dans le jurassique et le crétacé. Il se montre même dès le trias *(Fusus Orbignyanus).*

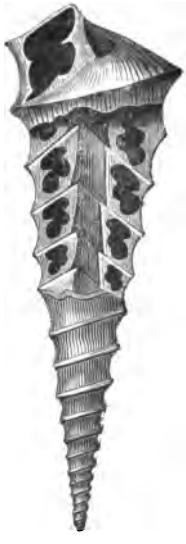


FIG. 73. *Nerinea dilatata.*

A l'inverse des deux familles précédentes, les *Nérineidés* (fig. 73), sont des Siphonostomes limités au jurassique et au crétacé. La coquille est allongée, conique; la bouche se prolonge en un court canal. Le trait caractéristique du groupe est la présence à l'intérieur de la coquille, sur les lèvres interne, externe et sur la rotumelle de plis généralement très forts. A la bouche on trouve généralement trois de ces bourrelets; il peut aussi y en avoir cinq et même sept. Suivant le nombre de ces bourrelets, on a créé plusieurs genres. Dans le genre *Nerinea* proprement dit, il y en a de trois à cinq; dans *Ptygmatis* de cinq à sept, dans *Trochalia* un seul qui se trouve sur la lèvre interne. Les Nérinées sont probablement sortis des *Cérithidés*. Celles du trias et du lias n'ont pas les plis caractéristiques et ont été placées depuis dans le genre *Fibula* des *Cérithidés*. L différenciation a été ensuite en croissant à travers l jurassique et le crétacé, puis ce rameau sorti des Céré thidés s'est éteint avant le commencement du tertiair

C'est dans les calcaires d'origine corallienne qu'on trouve surtout les Nérinées avec les Coralliaires, les Diceras, les Rudistes.

Gastéropodes tertiaires et actuels. — 1° *Holostomes.* — Les Gastéropodes atteignent dans les terrains tertiaires tout leur développement et se montrent aujourd'hui encore avec les mêmes familles et les mêmes genres. Mais les groupes tertiaires se déduisent pour la plupart sans peine des groupes secondaires.

C'est ainsi que, parmi les Holostomes, la famille des *Naticidés*, représentée déjà à l'époque paléozoïque par les *Naticopsis* et au secondaire par de nombreux genres (exemple : *Amauropsis)*, se continue à l'époque tertiaire. Le genre *Amauropsis* à bouche ovale donne naissance aux genres tertiaires *Natica* et *Deshayesia*. Le premier a une bouche semi-lunaire à bords épais; le second, présente des lèvres encore plus épaisses dont l'interne est dentée.

Les *Turritelles* dont les longues coquilles coniques à bouche arrondie ou rectangulaire se voient déjà dans le jurassique et le crétacé, prennent un grand développement dans le tertiaire. Le bassin de Paris en présente de nombreuses espèces *(T. edita, T. imbricataria*, etc.) et la *T. terebra* du pliocène se continue à l'époque actuelle.

Les *Hipponyx* du calcaire grossier, remarquables par leur coquille conique, peu enroulée, à bouche large, et montrant une impression musculaire en fer à cheval, vivent encore aujourd'hui et se sont à peine modifiés. Ils tirent leur origine des espèces du crétacé supérieur *(H. dunkerianus)* et se rattachent étroitement aux *Capulus* dont ils dérivent. Ces derniers qui ont donné

leur nom à la famille dite des *Capulidés* ont le crochet plus spiral et la bouche un peu irrégulière. Ils sont abondants à l'époque secondaire et remontent jusqu'au cambrien.

Les *Neritidés* constituent une famille importante des couches tertiaires. Ils sont remarquables par leur bouche semi-lunaire, dont la lèvre interne aplatie porte de petites dents. Cette famille tire son origine des *Trochidés* chez lesquels on trouve aussi souvent une lèvre dentée. Le genre *Neritopsis* se trouve dès le trias; la lèvre interne montre une échancrure; le genre *Nerita* encore vivant se présente au jurassique; les dents sont assez développées. Ce caractère, en s'exagérant en fourni le genre *Velates* de l'éocène, dont la *Velates (Nerita) Schmideliana* est le type. Au contraire chez les *Neritina* la lèvre interne n'est pas épaisse; elle est tranchante mince et lisse. Il est probable que ce genre encore vivant est dérivé des *Nerita* par adaptation à de nouvelles conditions d'existence. Il est commun dans les couches tertiaires d'eau douce, tandis que toutes les Nérites vivent dans la mer. L'évolution des *Néritidés* a continué pendant l'époque tertiaire et a fourni les *Hélicinidés*. Ces Mollusques qui sont intimement alliés aux *Néritidés*, comme le montrent leur lèvre interne et leur radula ne sont pas connus à l'état fossile. Ils sont répandus dans les Indes et sont terrestres. Au lieu de branchies ils ont un réseau vasculaire à l'intérieur de la chambre respiratoire. Ainsi les *Néritidés* d'une manière graduelle se sont adaptés aux eaux douces, puis à une existence terrestre.

Il en est de même des *Littorinidés*. Cette famille a pris naissance des *Trochidés* dont elle diffère par l'absence de la couche nacrée.

Les plus anciennes Littorines datent du lias inférieur *(L. clathrata)*. Elles se développent dans le crétacé, dans l'éocène, et il y en a aujourd'hui cent cinquante espèces vivantes. Ces animaux habitent les rivages et vivent longtemps hors de l'eau.

Les *Cyclostomidés*, aujourd'hui si communs sous les tropiques, en sont sortis, comme le montre l'étude de leur organisation interne. Ces Gastéropodes sont reconnaissables à l'ouverture circulaire de leur coquille. Ils n'ont pas de branchies et respirent l'air en nature dans une cavité disposée comme celle des Pulmonés. Ils se trouvent dès le crétacé et se multiplient dans le tertiaire (exemple : *C. munia* de l'éocène de Paris).

Les *Paludines* déjà présentes dans les couches d'eau douce des terrains secondaires continuent à se développer dans le tertiaire et y manifestent une remarquable variabilité de formes (fig. 74). On a divisé l'ancien genre *Paludina* en plusieurs autres. Le genre *Vivipara* contient des formes à coquille arrondie, mince, généralement lisse ; le genre *Tulotoma* est caractérisé par sa forme plus allongée et par ses tours munis chacun d'une carène tuberculeuse. Les Paludines des couches miocènes supérieures de Slavonie présentent de grandes variations, qui ont été étudiées par Neumayr. Les espèces des couches les plus profondes sont de vraies *Vivipares* lisses (exemple : *V. Neumayri)* ; au fur et à mesure que l'on considère des couches plus récentes, les tours deviennent carénés (exemple : *V. bifarcinata, V. stricturata)*, enfin les formes les plus jeunes prennent les caractères des *Tulotomes* (exemple : *T. Hoernesi)*. On voit donc ici se modifier les espèces ; elles passent de l'une à l'autre. La *Paludina Neumayri* est la souche des

autres espèces, et elle rappelle les Paludines actuelles de la région méditerranéenne *(P. unicolor)*. La *Paludina Hoernesi* ressemble absolument aux Tulotomes qui se

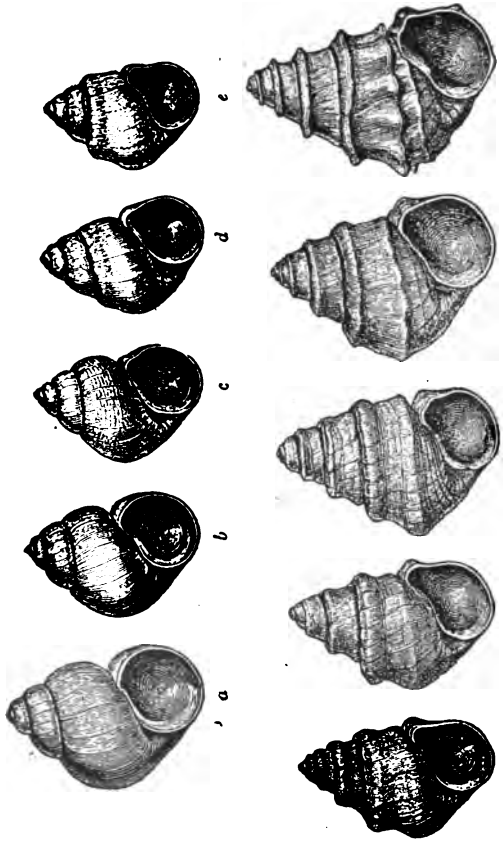


FIG. 74. — Série de formes des Palludines des couches d'eau douce de Slavonie : *a*, *Paludina (Viviparа) Neumayri* des couches les plus profondes ; *k*, *Paludina (Tulotoma) Hoernesi* des couches les plus récentes ; de *b* à *i*, formes intermédiaires (figure empruntée à Neumayr).

trouventaujourd'hui dans l'Amérique du Nord et en Chine. Neumayr attribue la variabilité remarquable de ces Paludines à la diminution progressive de la salure de

l'estuaire qui couvrait la Hongrie méridionale et la Slavonie à l'époque miocène.

Les *Pseudomélanidés*, comme on l'a vu, commencent dès les terrains primaires avec les genres *Macrocheilus* et *Loxonema*. Ils se développent dans le secondaire et fournissent le genre *Chemnitzia* qui se continue jusqu'à l'éocène. Cette famille fournit ensuite la famille des *Mélaniadés* qui habite les eaux douces. Elle se montre avec le genre *Melania* dès la craie inférieure. Ce genre est commun dans l'éocène (exemple : *M. inquinata*). La spire est très allongée, la bouche est ovale, entière, et se prolonge en une sorte de canal très court. Un autre genre de la famille est le *Melanopsis* où l'ouverture est anguleuse supérieurement et échancrée inférieurement en forme de canal assez long. Ce genre présente dans les couches de Slavonie un grand nombre de formes qui passent graduellement de l'une à l'autre. Ainsi la *Melanopsis harpula* a fourni à la fois deux autres espèces : *M. clavigera* large et tuberculeuse, et *M. Slavonia*, allongée, qui ne présentent entre elles aucun passage. Il y a eu là deux séries indépendantes ayant la même souche. La variabilité tient probablement à des différences de salure.

Gastéropodes tertiaires et actuels — 2° *Siphonostomes*. — Les Siphonostomes se développent beaucoup dans les terrains tertiaires. Ils tirent probablement leur origine des *Pseudomélaniadés*, dont beaucoup en effet présentent un indice de canal. C'est ce que l'on voit dans les genres très anciens, comme *Soleniscus* du carbonifère d'Amérique et *Fusispira* du silurien d'Amérique. Le caractère Siphonostome se manifeste nettement dans les *Cérithidés* qui sont vraisemblablement dérivés des Pseudomélaniadés et qui commencent avec le trias. Cette famille

prend une très grande extension dans l'éocène. Le genre *Cerithium* (fig. 75), compte de nombreuses espèces, et en particulier dans le calcaire grossier. Al'époque actuelle, il est encore représenté. Le *Cerithium vulgatum* se trouve à la la fois dans le pliocène et dans les mers actuelles. Chez les Cérithes le canal est assez long. On a séparé du genre *Cerithium* les formes d'eau saumâtre à épiderme brun et à faible canal. On en a fait le genre *Potamides* (ex.: *P. Lamarcki* de l'oligocène du bassin de Paris).

Fig. 75. — *Cerithium lapidum.*

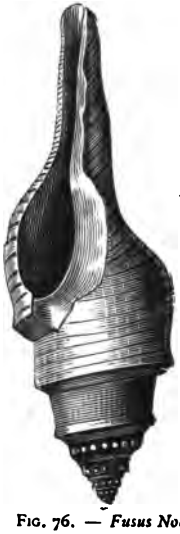


Fig. 76. — *Fusus Noe.*

Les *Fusidés*, dont les premiers apparaissent dès le trias, se rattachent aux *Fusispira* primaires. Ils prospèrent pendant le tertiaire. Le genre *Fusus* à canal allongé, à coquille sans bourrelets transverses présente de nombreuses espèces *(Fusus Noe*, fig. 76), *F. rostratus*, *F. longirostris)*. Le genre *Fasciolaria* qui en est sorti présente

des bourrelets transverses et une columelle plissée. Les *Muricidés*, dont le type est le genre *Murex*, se rattachent aux Fusidés par leur canal développé; la surface est couverte d'épines, de lamelles, de bourrelets transverses. Ils apparaissent au crétacé supérieur pour prendre tout leur développement au tertiaire et se continuer jusqu'à l'époque actuelle. Le *Murex brandaris* du miocène existe encore aujourd'hui.

FIG. 77. — *Rostellaria ornata.*

Des Gastéropodes remarquables, bien développés dans les terrains tertiaires, sont ceux dont le labre, trés élargi, s'étale comme une aile. Il y en a deux familles dont les coquilles sont très voisines, mais qui diffèrent par l'animal. Ce sont les *Aporrhaidés* et les *Strombidés*. Ces deux groupes prennent naissance dans le jurassique. Le premier a eu pour souche le genre *Alaria* commun dans l'oolithe et dans le gault; le labre présente une bifurca-

tion. Le genre *Aporrhais* qui paraît dès le jurassique, se développe beaucoup dans le tertiaire, notamment dans le pliocène, et vit encore aujourd'hui *(A. pespelicani)*. Le labre présente en avant un petit sinus qui n'existe pas dans le genre *Alaria*. — Les *Strombidés* commencent au jurassique avec le genre *Pteroceras*, où le labre présente de longues digitations (ex.: *P. Oceani)*. Ce genre existe encore aujourd'hui dans les mers tropicales. Mais progressivement les digitations ont diminué de longueur; chez les *Strombus*, dont les plus anciens se montrent dans le crétacé inférieur, le labre présente simplement des échancrures et dans le genre *Rostellaria* (fig. 77), le bord du labre est épaissi et non découpé.

Gastéropodes Opisthobranches et Pulmonés. — Certains Gastéropodes assez nombreux à l'époque actuelle ont les branchies situées derrière le cœur. On les appelle les *Opisthobranches*. Ce sont des animaux marins dont la coquille est généralement peu développée et manque même souvent. L'ouverture buccale est entière. Ces Gastéropodes sont dérivés des Holostomes. Ils ont commencé à se montrer dans le carbonifère; mais ils sont surtout bien représentés dans les terrains jurassique et crétacé et dans les terrains tertiaires. L'un des genres les plus remarquables est le genre *Actæonella* commun dans le crétacé; la coquille est épaisse, ventrue, à spire courte; le dernier tour est très grand. Le genre *Bulla* à spire courte enfoncée et cachée par le dernier tour apparaît dans le crétacé et vit encore aujourd'hui.

Les Gastéropodes Pulmonés, c'est-à-dire dépourvus de branchies et munis d'une cavité respiratoire, ont certains rapports avec les Opisthobranches. Comme chez ces derniers, la coquille tend à disparaître; l'appareil

reproducteur et l'armature buccale ont de grandes analogies. On peut regarder les Pulmonés comme des Opisthobranches adaptés à la vie dans les eaux douces ou sur le sol.

Les Pulmonés se montrent de très bonne heure. Le genre *Pupa* remonte au houiller, où l'on en a trouvé une espèce à la Nouvelle-Écosse *(P. vetusta)*. Dans ce genre la coquille est ovoïde; le dernier tour est rétréci, la bouche est semi-circulaire. Le houiller d'Amérique a fourni également le genre *Zonites (Z. priscus)* qui nous montre la plus ancienne forme d'Escargot. C'est de ce genre qui est descendu le genre *Helix* actuel, dont les plus anciennes formes remontent à l'éocène inférieur. Il est très commun dans les couches d'eau douce du miocène *(H. Ramondi)*.

Les *Limnæidés* qui vivent dans les eaux douces apparaissent dès le lias. La spire est courte, le dernier tour est très grand. Les *Limnées* véritables *(Limnæa)* sont extrêmement communes dans certains calcaires d'eau douce, comme celui de Saint-Ouen *(L. longiscata*, fig. 78). Le genre *Physa* diffère du genre *Limnæa* par son enroulement qui est sénestre. Il remonte au purbeckien. La *P. gigantea* est caractéristique du calcaire de Rilly dans l'éocène inférieur. Le genre *Planorbis* se distingue par sa coquille dont les tours nombreux sont à peu près dans le même plan ; elle est ainsi discoïdale. Ce genre commence dans le purbeckien *(P. Loryi)*, mais se développe surtout dans le tertiaire. On peut citer entre autres : *P. rotundatus* (fig. 79), du calcaire de Saint-Ouen, et *P. cornu*, du calcaire de Beauce. La *Planorbis multiformis*, du calcaire miocène de Steinheim dans le Wurtemberg est remarquable par l'extrême variabilité

de sa coquille. Comme l'a montré Hilgendorf les diverses variétés répandent à des couches successives et forment

FIG. 78. — *Limnaea longiscata.*

FIG. 79. — *Planorbis rotundatus.*

une série continue. On doit les regarder comme les transformations graduelles d'une même espèce *(P. levis* ou *æqueumbilicatus).*

II. PTÉROPODES

Relation des formes fossiles et des formes actuelles. — Les Ptéropodes sont de petits Mollusques qui vivent en pleine mer et flottent à la surface. Leur corps qui est nu ou abrité par une coquille très fragile, présente à la partie antérieure deux nageoires latérales en forme d'ailes. Ces animaux si délicats n'ont laissé, naturellement, que peu de traces dans les couches géologiques. Toutefois ils sont représenté dans les terrains les plus anciens. On en trouve dans les couches cambriennes, siluriennes, dévoniennes. Telles sont les *Styliola* dont la coquille est petite, allongée et pointue en arrière. Ce genre qui se trouve dans le silurien reparaît après une longue éclipse dans les terrains tertiaires et vit encore aujourd'hui. Les espèces vivantes ont quelques milli-

mètres de long. On rattache à tort aux *Styliola* les *Tentaculites* dont la coquille allongée présente des stries et des anneaux saillants ; elle paraît ainsi composée de nombreux cônes emboîtés les uns dans les autres. Ce genre est très commun dans le silurien ; mais il semble que ces tubes sont seulement des tubes de Vers. Les *Styliola* sont les ancêtres des Ptéropodes actuels : *Cleodora*, *Cuviera*, etc., dont les coquilles se trouvent souvent en grande abondance dans les couches miocènes et pliocènes, ainsi dans les marnes bleues de Rome.

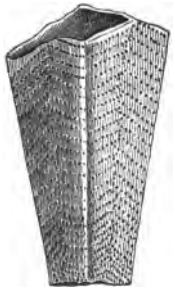


Fig. 80. — *Conularia ornata.*

Conulaires. — D'autres genres ne rappellent que d'assez loin les Ptéropodes actuels. Telles sont les *Conulaires* qui atteignent parfois 20 millimètres de long. Le genre *Conularia* (fig. 80) se montre dans les couches paléozoïques depuis le cambrien, sous forme de pyramides quadrangulaires. Chacune des faces est partagée en deux moitiés par un sillon longitudinal, d'où partent deux séries de stries parallèles. A la partie postérieure de la coquille on trouve des cloisons parallèles, concaves rappelant celles des Céphalopodes. L'ouverture de la coquille, rarement conservée montre quatre replis qui sont les terminaisons des faces pyramidales.

Le genre *Hyolites* qui commence au cambrien a la forme pyramidale de *Conularia*, mais la section est triangulaire et l'orifice est fermé par un opercule.

Origine des Ptéropodes. — Toute l'organisation des Ptéropodes et l'histoire de leur développement embryo-

génique montrent qu'ils ont de grandes affinités avec les Gastéropodes. Ceux-ci paraissent être cependant les plus anciens, et les Ptéropodes doivent être regardés comme un rameau aberrant des Gastéropodes séparé de très bonne heure de la souche commune. Il faut d'ailleurs remarquer que certains des Ptéropodes (les *Cymbulidés)* ont dans leur jeune âge une coquille qui diffère beaucoup de celle qu'ils auront plus tard. Elle est enroulée comme celle des Gastéropodes typiques. C'est là un caractère qui rappelle l'état primitif, conformément à la loi de Müller que nous avons déjà invoquée plusieurs fois. Les Ptéropodes et les Gastéropodes seraient donc sortis d'une souche commune et les premiers se seraient graduellement adaptés à une existence pélagique en prenant une coquille de plus en plus légère et délicate.

CHAPITRE VIII

LES MOLLUSQUES

— Suite —

PÉLÉCYPODES ET SCAPHOPODES

I. *Pélécypodes*. Organisation générale. Description de la coquille. Structure de la coquille. Origine des Pélécypodes. Pélécypodes Paléoconques. Pélécypodes Desmodontes. Pélécypodes Taxodontes. Pélécypodes Schizodontes. Pélécypodes Dysodontes. Pélécypodes Hétérodontes. Chamacés. Caprinidés. Evolution des Pélécypodes. II. *Scaphopodes*.

I. PÉLÉCYPODES

Organisation générale. — Les Pélécypodes ou Lame libranches sont les Mollusques pourvus, comme la Moul l'Huître, d'une coquille bivalve. L'animal n'a pas de tê

distincte ; il mérite le nom d'acéphale. Les deux valves sont tapissées d'une membrane : le *manteau*. Sous le manteau, on trouve, de chaque côté, les branchies sous forme de feuillets qui se divisent en filets très déliés ; c'est ce qui a valu à ces animaux le nom de Lamellibranches. En soulevant les branchies, on voit un organe volumineux, presque toujours comprimé sur les côtés. C'est le *pied* de l'animal ; il a le plus souvent la forme d'un fer de hache ; de là est venu le nom de Pélécypodes (pied en forme de hache), donné aujourd'hui aux Mollusques bivalves.

Les Pélécypodes étant acéphales et bivalves, on en a rapproché tout d'abord les Brachiopodes. Mais nous avons vu que l'organisation de ces derniers est très spéciale. Le mode de symétrie est également différent dans les deux groupes. En effet, chez les Pélécypodes, l'animal est symétrique par rapport à un plan passant par la charnière qui réunit les deux valves ; au contraire, chez les Brachiopodes, l'animal est, comme nous l'avons vu, symétrique, par rapport à un plan perpendiculaire à la charnière.

Description de la coquille. — La coquille des Pélécypodes, plus ou moins ovale, présente, par l'un des bords de chaque valve, une saillie qu'on nomme le *crochet*. Si l'on place l'animal en convenant de prendre pour extrémité antérieure celle où se trouve la bouche et pour extrémité postérieure celle qui lui est opposée, on constate que les crochets sont situés du côté de la bouche, donc *antérieurs*. L'extrémité postérieure est arrondie. On appelle *bord dorsal* de la valve celui qui est situé du côté de la charnière, et *bord ventral* celui qui est situé du côté opposé. En plaçant l'animal de façon à ce que la

charnière soit verticale et dirigée vers l'observateur et le crochet dirigé vers le haut, on appelle *valve droite* celle située à droite de l'observateur, et *valve gauche* celle située à sa gauche.

Derrière ou dessous les crochets, on voit une bande cornée élastique qui unit les deux valves. C'est le *ligament*. En vertu de son élasticité, il ouvre passivement les valves. Mais il y a deux muscles allant d'une valve à l'autre et qui, en se contractant à la volonté de l'animal, ferment les coquilles. On les appelle muscles *adducteurs*. On distingue le muscle *antérieur* et le muscle *postérieur*. Ils laissent à l'intérieur de chaque valve, à l'endroit de leur insertion, deux dépressions particulières ; ce sont les *impressions musculaires*.

Derrière le crochet, on voit la *charnière (cardo)*. Il y a là une portion épaissie appelée le *plancher dorsal* ou *cardinal*. Sur ce plancher se trouvent des saillies et des fossettes. Les saillies sont les *dents ;* celles de chaque valve pénètrent dans les fossettes de la valve opposée. Les dents situées au centre du plancher, dans le voisinage du crochet sont les dents *cardinales ;* celles qui sont situées de chaque côté sont les *dents latérales*. Chez certaines coquilles, les dents sont remplacées par de faibles saillies ou même font entièrement défaut.

Sur chaque valve, il faut aussi remarquer l'*impression palléale*. C'est la trace laissée par le bord du manteau ; celui-ci, en effet, s'attache sur les bords de la coquille par des fibres musculaires. L'impression palléale est une ligne plus ou moins nette. Chez certains Lamellibranches, les lobes du manteau se prolongent à l'extérieur et constituent, en se soudant, deux longs tubes appelés *siphons ;* l'un sert à l'entrée de l'eau et l'autre à sa sortie. Ils se

soudent à leur base et sont rétractiles. L'animal peut les faire rentrer à volonté dans sa coquille ; ils laissent alors pour trace de leur insertion à l'intérieur, un enfoncement ou *sinus* dans la ligne palléale. Lorsque celle-ci est simple et entière, on peut en conclure que les siphons n'étaient pas rétractiles ou faisaient défaut. Lorsqu'il y a un sinus palléal, on en conclut que l'animal était pourvu de siphons rétractiles. A ce point de vue, par la considération de la ligne palléale, on divise les Pélécypodes en *Integripalliata* et en *Sinupalliata*.

Structure de la coquille. — La coquille est sécrétée par la surface externe du manteau et par le bord épaissi de cette membrane. Elle se compose de plusieurs parties. Sous un épiderme corné, se trouve la couche la plus externe de la coquille, composée de gros prismes calcaires placés normalement à la surface. Au-dessous, on voit la couche interne formée de lamelles superposées sécrétées par la surface du manteau. Ces lamelles sont souvent ondulées, et alors l'intérieur de la coquille présente des reflets irisés fort brillants. Cette partie irisée s'appelle la *nacre*.

Cette structure est, comme on le voit, très différente de celle de la coquille des Brachiopodes, où les prismes sont obliques à la surface et sont séparés les uns des autres par de nombreux canalicules.

Origine des Pélécypodes. — Malgré des analogies superficielles dues à l'absence de tête distincte et à la présence d'une coquille bivalve, les Pélécypodes s'éloignent beaucoup des Brachiopodes et ne sont pas sortis de la même souche. C'est avec les Gastéropodes qu'ils ont le plus d'affinité. Les Gastéropodes ont paru avant eux dans les couches géologiques. De plus, les Gastéropodes

cambriens et siluriens, comme les Pleurotomaires, les Turbos, les Trochus sont encore représentés aujourd'hui, et leurs descendants se distinguent des autres Gastéropodes par des particularités de structure ; ils ont un cœur muni de deux oreillettes et le ventricule est traversé par le rectum. Or, ces caractères se retrouvent d'une manière presque constante chez les Pélécypodes actuels. De plus, ceux de ces derniers qui correspondent aux types les plus anciens présentent des caractères de transition avec les Gastéropodes ; ainsi, le pied des Nuculidés est élargi en sole ventrale et rappelle celui des Gastéropodes. Pour ces diverses raisons, on peut adopter l'opinion émise par le docteur Benjamin Sharp *(Proc. Ass. nat. de Philadelphie*, 1888) et considérer les Lamellibranches comme dérivés des Gastéropodes par l'atrophie de la tête, la division du manteau en deux lobes distincts et le changement de forme du pied qui s'est comprimé latéralement. L'étude des différents groupes de Pélécypodes va nous montrer comment ce type a évolué à partir du silurien. Dans cette étude nous suivrons la classification donnée par Neumayr (Vienne, 1883), qui est basée sur l'étude de la charnière et qui a le mérite d'être en même temps généalogique.

Pélécypodes Paléoconques. — Les Pélécypodes paléozoïques appartiennent presque tous à l'ordre des Paléoconques *(Palæoconchæ* ou *Cryptodonta)*. Leur coquille est réunie et les dents cardinales manquent complètement ou sont très peu développées. Les impressions musculaires sont bien nettes et au nombre de deux ; l'impression palléale est entière. Ces Pélécypodes sont la souche commune de tous les Lamellibranches.

Ils se rencontrent dès le silurien inférieur. On y trouve

en effet les *Modiolopsis* (fig. 81), munis d'une coquille allongée à crochets peu saillants. Les *Modiomorpha* du dévonien de l'Amérique du Nord paraissent en être dérivés; ils en diffèrent par la présence d'une dent oblique. Les *Cardiola* communs dans le silurien supérieur et le dévonien *(C. interrupta* du silurien supérieur) présentent sous le crochet une area triangulaire portant des entailles ressemblant à des dents. Les *Grammysia (G. Hamiltonensis* du dévonien supérieur) ont une coquille allongée et ventrue, à crochets accusés devant lesquels on trouve une profonde dépression *(lunule)*. A ce genre, se rattachent les genres également paléozoïques : *Cardiomorpha, Edmondia, Sanguinolites, Orthonota*. Ceux-ci et les *Palæsolen* annoncent déjà, par leur coquille allongée et leur charnière droite, les *Solen* actuels.

FIG. 81. — *Modiolopsis modiolaris.*

Pélécypodes Desmodontes. — A côté des Paléoconques se placent immédiatement les Desmodontes *(Desmodonta)*. Les dents cardinales fait généralement défaut. Il y a deux impressions musculaires. L'impression palléale présente un sinus plus ou moins profond. C'est dans ce groupe qui commence au trias que se placent les premiers *Sinupalliata*. Les Pélécypodes paléozoïques sont *Integripalliata*. Toutefois, dès l'époque primaire, on voit apparaître les ancêtres des Desmodontes, et ceux-ci se rattachent intimement aux Paléoconques. Les genres *Iomomya* et *Pleuromya* représentés déjà dans le trias appellent beaucoup certaines espèces de *Grammysia*. Les *Iomomya* sont de grande taille, ont des stries concentriques, une charnière sans dents. Les *Pleuromya* sont égale-

ment pourvus de stries concentriques, mais la coquille est moins renflée que chez les *Homomya*. Les espèces triasiques (exemples: *Pl. musculoides)* ont un sinus palléal très peu développé, ce qui rapproche absolument des Paléoconques, Au contraire chez les espèces plus récentes *(Pl. peregrina* du jurassique moyen), ce sinus devient très net. Les genres précédents prennent tout leur développement dans le jurassique. Il en est de même des *Pholadomyes*. Le genre *Pholadomya* qui est très important, se distingue par sa coquille mince, équivalve, sa charnière sans dents, et les côtes rayonnées de ses valves. Les deux bords des valves sont inégaux et la coquille bâille en avant et en arrière comme chez les *Homomya* et les *Pleuromya*. Le genre *Pholadomya* contient de nombreuses espèces qu'on sépare en deux groupes. Chez certaines, les *Multicostatæ,* les côtes sont très nombreuses *(P. multicostata* du Portlandien, chez d'autres, les *Flabellinæ* les côtes sont beaucoup moins nombreuses, mais il y a un écusson, c'est-à-dire que, en arrière des crochets, on voit un espace, entouré par un sillon (exemple : *Ph. decemcostata)* de l'oxfordien supérieur. A l'époque actuelle on ne trouve plus qu'une seule espèce de Pholadomye qui vit aux Antilles : *Ph. candida*. Cette dernière se rattache directement aux espèces éteintes. M. Moesch a montré que la *Pholadomya corrugata* de l'infra-lias et du lias a fourni en se modifiant des formes qui ont vécu à l'époque crétacée *(Ph. decussata ; Ph. Esmarki)* et dont la *Ph. candida* est très voisine.

Du genre *Pholadomya* est sorti le genre *Goniomya* qui a disparu avec le crétacé ; les côtes sont recourbées en forme de V.

Les *Glycimeris* ou *Panopœa* qui vivent encore aujourd'hui se rattachent aux Pholadomyes et tirent leur origine des *Homomya* et des *Pleuromya*. Elles en diffèrent en ce que l'une des valves présente sur le plancher cardinal, une dent médiane très saillante correspondant à une fossette placée sur la valve opposée. Dans la Méditerranée on trouve actuellement la *G. Aldrovandi*.

L'ordre des Desmondontes comprend également la famille des *Myidés* dont les représentants actuels sont remarquables par leurs longs siphons soudés. L'une des valves porte une lame aplatie et saillante *(cuilleron)* auquel s'attache le ligament et qui pénètre dans une fossette de la valve opposée. Les caractères des Myidés se trouvent déjà dans certains genres de Paléoconques comme les *Edmondia* communs dans le carbonifère. Ces genres doivent être regardés comme la souche des Myidés. Les premiers représentants de la famille sont les *Corbula* qui apparaissent au trias, et se continuent encore de nos jours. La valve droite grande et bombée présente une dent, la gauche qui est petite présente le cuilleron. Les crochets sont saillants (exemple : *Corbula gallica* du calcaire grossier). Le genre *Neœra* qui remonte au jurassique supérieur se reconnaît à sa coquille se prolongeant postérieurement en pointe. Le genre *Mya* paraît dans le tertiaire. Il est aujourd'hui fort commun *(M. arenaria)*. Il résulte d'une différenciation plus marquée. Le sinus palléal faible chez les *Corbula* et les *Neœra* est au contraire très profond chez les Myes Ces dernières munies de longs siphons s'enfoncent profondément dans le sable.

D'autres Desmodontes se sont différenciés d'une autre manière et se sont adaptés à un autre mode d'existence.

Ce sont les Desmodontes perforants *(Adesmacea)* qui se creusent des galeries dans le bois et la pierre. La coquille est large, à valves égales, sans charnières ni ligament. Elle bâille largement en avant, mais il se produit des pièces calcaires (valves accessoires) qui se trouvent en avant et en arrière des crochets. Les *Adesmacea* sont aussi appelés *Pholadidés* du nom du genre *Pholas* qui est le plus important. Ils remontent assez haut, car le genre *Martesia* qui vit aujourd'hui dans le bois, se trouve dès le carbonifère. Le genre *Pholas* dont le type actuel est le *P. dactylus* remarquable par sa coquille très allongée, est assez commun dans l'éocène parisien. A côté des Pholades se placent les *Térédines* qui se fabriquent un tube calcaire très long, soudé à la coquille. Le genre *Teredina* se trouve dans l'éocène *(T. personata)*.

Les *Tarets (Teredo)* très répandus aujourd'hui ont laissé des traces à l'état fossile. Dans les bois pétrifiés on trouve souvent les tubes calcaires qu'ils sécrètent dans leurs galeries. Leur très petite coquille qui les protège incomplètement et qui n'est jamais soudée au tube se trouve rarement. Le genre *Teredo* remonte peut-être au carbonifère *(T. antiqua)*. On le trouve dans les terrains secondaires et il est commun dans le tertiaire.

Pélecypodes Taxodontes. — Les Taxodontes constituent un groupe très ancien qui s'est peu modifié dans la série des temps géologiques. Ils sont caractérisés par une charnière portant de chaque côté une série de petites dents semblables entre elles. Les impressions musculaires sont à peu près égales.

Les Taxodontes se rattachent étroitement aux Paléoconques, et en sont dérivés. La famille des *Arcidés* remonte au silurien inférieur. Le genre *Arca* encore vivant

et qui compte de nombreuses espèces dans les mers chaudes, présente une area striée, de nombreuses dents perpendiculaires au bord cardinal. La forme de la coquille est allongée. Les dents latérales postérieures sont très longues dans le genre le plus ancien des Arcidés ; c'est le genre *Palæarca* qui se montre dès les couches cambriennes de Tremadoc.

Ce genre par sa forme générale rappelle plusieurs Paléoconques, surtout les *Cardiola*. Le genre *Palæarca* est probablement la souche des Arcidés. De lui sont sortis les genres *Macrodon* et *Cucullæa*. Ce dernier répandu dans le jurassique et le crétacé, devient rare dans le tertiaire. Il est probablement l'origine du genre *Arca* qui se développe au contraire beaucoup à l'époque tertiaire.

Les *Pectunculidés* se placent à côté des *Arcidés*. La coquille, au lieu d'être allongée, est arrondie ; la charnière est semi-circulaire et porte de nombreuses dents transverses. Le genre *Anodonta* qui est le plus ancien et qui s'étend depuis le silurien jusqu'au carbonifère ne présente pas d'area ligamentaire.

Ensuite apparaît dans le trias le genre *Liniopsis* pourvu d'une area ; il a son apogée dans le crétacé et le tertiaire. Enfin le genre *Pectunculus* se montre à partir du crétacé (*P. sublxvis*, cénomanien). Il a une plus grande taille que les *Limopsis*, l'area est très développée et couverte de stries. Ce genre est très répandu dans le tertiaire (*P. obovatus*, sables de Fontainebleau).

Pélécypodes Schizodontes. — Les *Trigonidés* constituent une importante famille dont on a fait un groupe spécial sous le nom de *Schizodontes*, à cause des particularités de la charnière. La valve droite présente deux ou trois

dents divergentes et la valve gauche d'un à quatre. Ces dents sont striées transversalement. Les impressions musculaires sont profondes et parfois placées sur des côtes saillantes. La coquille qui est équivalve, a une forme triangulaire.

Cette famille est très ancienne, mais il est possible cependant de retrouver son histoire. Les Trigonidés ont débuté au dévonien avee le genre *Schizodus* qui compte beaucoup d'espèces dans le carbonifère et le permien. La coquille a une surface lisse; la valve gauche présente une grande dent médiane bifide et deux latérales; la valve droite présente deux fortes dents. Cet dents ne sont pas striées.

Au genre *Schizodus* succède avec le trias le genre *Myophoria*. Les dents sont généralement striées. Ce genre se montre en Europe dans le trias et le rhétien. Il comprend beaucoup d'espèces (ex : *M. vulgaris*, du Muschelkalk).

Ce genre *Myophoria* a donné naissance au genre *Trigonia*. Ici les dents présentent de nombreuses stries transversales. La dent médiane de la valvè gauche est très forte. La surface est généralement ornée. Il y a une carène mousse s'étendant du crochet au coin inférieur du bord postérieur. Chaque valve est ainsi divisée en deux parties inégales, dont la plus petite s'appelle *écusson* ou *corselet*. Ces deux parties portent une ornementation différente.

Le genre *Trigonia* paraît au lias inférieur. Les espèces les plus anciennes, comme *T. modesta*, ont encore grandes ressemblances avec le genre *Myophoria*. L Trigonidés atteignent tout leur développement dans jurassique. Elles perdent de leur importance dans

crétacé et deviennent très rares dans le tertiaire. La seule espèce tertiaire d'Europe est la *T. septaria* de l'oligocène d'Allemagne. Aujourd'hui le genre *Trigonia* ne se trouve plus représenté que dans les mers de l'Australie.

Les Trigonies sont extrêmement nombreuses à l'état fossile, et on a dû les séparer en plusieurs sections. On distingue entre autres : 1° les *Costatæ* couvertes de côtes concentriques, avec un écusson orné de côtes rayonnantes portant de petites saillies (exemple : *T. costata*),

Fig. 82. — *Trigonia clavellata.*

du bajocien. La *T. semi-undulata* d'Australie s'en rapproche beaucoup ; 2° les *Clavellatæ* avec de gros tubercules ; 3° les *Glabræ* où les côtes peu nombreuses sont tuberculeuses (exemple : *T. gibbosa* du portlandien) ; 4° les *Pectinatæ* où toute la coquille, y compris l'écusson, est ornée de côtes rayonnantes garnies de tubercules. Ce groupe comprend des espèces tertiaires et récentes, comme les *T. pectinata* et *T. Jukesii* d'Australie.

Pélécypodes Dysodontes. — Les Dysodontes ou *Anisomyaria* sont caractérisés par leurs dents cardinales ou absentes. Il y a une seule empreinte musculaire, ou deux très inégales ; pas de semis palléal. On peut les diviser en doux groupes : les *Hétéromyaires* pourvus de deux empreintes musculaires, et les *Monomyaires* qui n'en ont qu'une. Les premiers constituent le type primitif et ont paru dès le début des temps paléozoïques.

La famille des *Aviculidés* est l'une des plus anciennes. Elle remonte au silurien. Le genre *Avicula* (fig. 83) se trouve depuis le silurien et prend un grand développement dans les terrains secondaires et tertiaires. La coquille a des valves inégales, la valve droite est la plus petite et la plus plate. La ligne cardinale est droite, allongée et munie d'une petite dent. La coquille se termine par une aile postérieure longue, de là le nom d'*avicula* (petit oiseau), exemple : *A. contorta* de l'infralias. On sépare du genre *Avicula* sous le nom de *Méléagrines (Meleagrina)* des coquilles à valves plates, rugueuses, dont l'intérieur présente une épaisse couche de nacre. Ces coquilles sont appelées vulgairement huîtres perlières. On en trouve à partir du jurassique supérieur *(M. gessneri,* kimméridien).

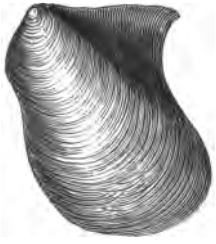


Fig. 83. — *Avicula demissa* (silurien).

Ce genre Avicule passe insensiblement aux *Pseudomonotis* dont les formes typiques commencent au système permo-carbonifère. La coquille est ovale, couverte de côtes rayonnantes. Il n'y a qu'une dent très faible. Les Avicules dont la forme s'en rapproche forment le sous

genre *Oxyotoma*. Ainsi les Avicules se rattachent par les *Oxyotoma* aux *Pseudomonotis*. Celles-ci ont fourni le genre *Monotis* du trias dont la coquille porte une oreillette postérieure seulement et n'a pas de dents. L'oreillette antérieure n'existe plus ; elle était déjà très faible chez les *Pseudomonotis*. Il faut remarquer aussi que ces genres dépourvus de dents rattachent les *Dysodontes* aux Paléoconques paléozoïques.

Le genre *Pterinea* qui a son maximum au dévonien a une longue aile postérieure. Par leur charnière les *Pterinea* rappellent certains Arcidés, comme le *Macrodon*. Les Dysodontes peuvent donc être considérés comme des Taxodontes à charnière réduite. Quant à l'origine commune des Aviculidés il faut probablement la chercher dans le genre *Pterinea*.

Les Aviculidés proprement dits présentent une seule fossette logeant le ligament. Certains genres possèdent des fossettes ligamentaires multiples. On en a fait la sous-famille des *Inocéraminés*. Le genre *Inoceramus* arrondi et à crochets très saillants apparaît au trias, mais atteint tout son développement au crétacé. On peut citer *I. labiatus* du turonien inférieur présentant des lignes d'accroissement ondulées. Le groupe des Inocéraminés n'est plus guère représenté aujourd'hui que par le genre *Perna* à crochets aigus.

La famille des *Mytilidés* comprenant la Moule commune est caractérisée par la coquille équivalve, allongée ovale, nacrée en dedans et généralement dépourvue de dents. Elle remonte au dévonien. Elle se rattache à la famille des Aviculidés et notamment au genre *Pterinea* par des formes de passage. En effet le genre *Gosseletia* du dévonien présente une petite aile postérieure et une

charnière composée de plusieurs dents. L'area ligamentaire porte comme chez les *Pterinea* des rainures parallèles. Il en est de même dans le genre *Myalina* qui se prolonge jusqu'au trias, et dont la forme est absolument celle des moules *(Myalina eduliformis* du Muschelkalk, fig. 84). Le genre *Mytilus* absolument dépourvu de dents ou à charnière légèrement crénelée n'apparaît qu'à la fin du trias dans les couches de Saint-Cassian. Il tire vraisemblablement son origine du genre *Myalina*. Il s'est conservé jusqu'à nos jours *(M. edulis)* sans changement notable. On doit en rapprocher le genre *Modiola* à extrémité plus arrondie qui s'en est séparé dès l'infralias.

FIG. 84. — *Mytilus (Myalina eduliformis).*

Cette famille contient aussi des formes d'eau douce ou saumâtre. Tel est le genre *Dreissensia*. Comme dans le genre *Mytilus* la surface est lisse ou présente des stries concentriques ; les crochets sont terminaux, mais plus développés. Ce genre est très commun dans les eaux douces et saumâtres d'Europe. Il remonte jusqu'au miocène inférieur. Les espèces les plus grandes appelées autrefois *Congeries* (ex.: *D. triangularis)* forment des bancs entiers dans les couches miocènes supérieures de l'Europe orientale.

Les Dysodontes Monomyaires sont dérivés des Hétéromyaires. Chez ces derniers l'impression musculai postérieure est grande, mais l'antérieure est très petit Celle-ci s'est peu à peu atrophiée complètement et disparu.

Les *Pectinidés* sont des Monomyaires dont la charnière est flanquée à droite et à gauche d'oreilles généralement inégales. La ligne cardinale est droite; les dents sont très petites ou n'existent pas. La surface est ornée de côtes rayonnantes. Il y a une grande impression musculaire presque centrale.

Les *Pectinidés* sont sortis des Aviculidés. Il y a des formes de passage comme les *Aviculopecten* du dévonien et du carbonifère. Le genre *Pecten* (Peigne) proprement dit, reconnaissable à son ligament placé dans une fossette centrale triangulaire, ne se développe qu'à partir du trias *(P. discites)* et présente de nombreuses espèces dans les terrains secondaires *(P. æquivalvis* du lias) et dans le tertiaire ainsi qu'à l'époque actuelle.

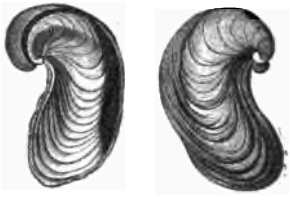
Les *Limidés* présentent comme les Pectinidés, des oreilles, mais les crochets sont saillants et aigus. Le genre *Lima* encore existant remonte au carbonifère. Chez les *Limidés*, les dents manquent comme chez les Pectinidés. Au contraire, chez les *Spondylidés*, il y a deux dents courbes à chaque valve. Les valves sont très inégales, et la plus grande est la valve droite. L'impression musculaire simple est excentrique. Les deux genres *Spondylus* et *Plicatula* se montrent à partir du trias et sont encore vivants à l'époque actuelle. Le premier, orné de côtes rayonnantes souvent épineuses, présente des crochets munis d'oreilles. Le second est remarquable par l'inégalité des valves dont l'une est convexe tandis que l'autre est plate ou concave *(P. placunea* du néocomien supérieur).

Les *Ostréides* jouent un rôle important dans les couches géologiques. Les Huîtres, qui constituent cette famille, ont une coquille irrégulière, lamelleuse, à valves

inégales. Elle est fixée par sa valve la plus grande qui est la valve gauche. Il n'y a qu'une seule impression musculaire ; l'impression palléale n'existe plus. La charnière est dépourvue de dents.

Le genre le plus ancien du groupe est le genre *Gryphæa* dont l'une des valves est convexe et possède un crochet saillant; l'autre est petite et forme la première à la manière d'un opercule. Dans le lias inférieur se trouve la *G. arcuata* (fig. 85) à crochet saillant; dans le lias moyen apparaît la *G. cymbium* qui n'est qu'une modification de la précédente ; elle est plus dilatée, son crochet n'est pas aussi saillant ; enfin elle ne présente plus sur le côté un sillon très net qui existait chez le *G. arcuata*.

Fig. 85. — *Gryphæa arcuata.*



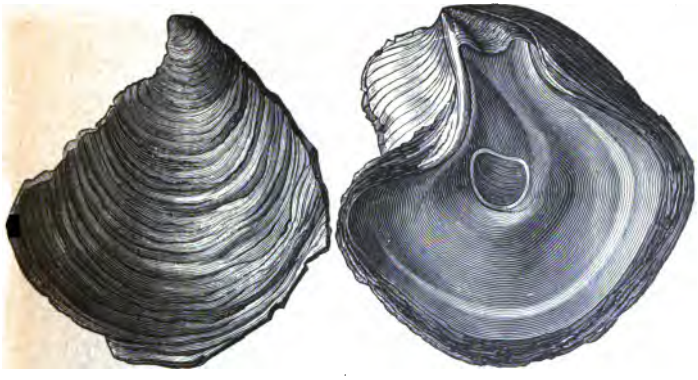
Valve supérieure. Valve inférieure.

Fig. 86. — *Exogyra virgula.*

Une nouvelle modification a fourni la *G. dilatata* du l'oxordien, qui est de grande taille. Ce genre *Gryphæa* a continué dans le crétacé *(G. vesicularis)*, le tertiaire *(G. Brongniarti)* et existe encore de nos jours ; c'est à

ce genre en effet qu'appartient l'Huître dite portugaise *(G. angulata)*.

Le genre *Gryphæa* a fourni dès le jurassique supérieur le genre *Exogyra* (fig. 86), où les crochets sont recourbés latéralement et plus ou moins spiraux. Ce genre contient de nombreuses espèces : *E. virgula* dans le kimmeridien, qui est de petite taille ; *E. aquila* de l'aptien ; *E. columba* souvent de grande taille ; *E. auricularis* du sénonien, etc. Ce genre est exclusivement jurassique et crétacé.



Valve supérieure. Valve inférieure.

FIG 87. — *Ostrea deltoïdea.*

Le genre *Ostrea* proprement dit, reconnaissable à ses valves aplaties à crochet droit et saillant, se montre dès le trias, mais prend surtout son développement dans le jurassique et le crétacé. Il y en a qui n'ont ni plis ni côtes sur leurs valves; ainsi *O. deltoïdea* du kimmeridien (fig. 87). D'autres présentent sur la valve inférieure des plis, telle est *O. bellovacina* de l'éocène. L'Huître ac-

tuelle *(O. edulis)* s'en rapproche beaucoup. Enfin il y a des espèces munies de plis et de côtes sur leurs valves, ce qui les a fait appeler Huîtres crête de coq. On en a formé le sous-genre *Alectryonia*. Ces espèces remontent très haut. On peut citer *O. montis-caprilis*, du trias, *O. gregaria* de l'oxfordien, *O. solitaria* de corallien, *O. macroptera* du néocomien, *O. carinata* du cénomanien, *O. frons et O. larva* du sénonien. Ces espèces forment une série continue qui aboutit à l'*O. crista-galli* actuelle de l'océan Indien.

Les Huîtres, étant les Monomyaires par excellence, ne constituent pas un type primitif. L'embryogénie peut nous fournir quelques données sur l'origine de ce groupe. D'après M. Jackson, l'embryon est dimyaire, sa coquille est presque équivalve et sa charnière est droite. Plus tard il devient monomyaire. On peut ici invoquer la loi de Müller d'après laquelle l'évolution de l'individu reproduit en raccourci les diverses phrases de l'évolution du groupe. Par suite, les Ostréidés descendraient d'un type primitif à valves égales, à charnière droite et dimyaires. D'autre part, M. Munier-Chalmas a reconnu que certaines coquilles microscopiques de l'éocène de Paris appartenaient à des embryons d'huîtres. La charnière est crénelée. La question est de savoir s'il s'agit ici de dents cardinales, ou au contraire des fossettes d'un ligament multiple. Dans le premier cas, les Ostréidés dériveraient des Arcidés, dans le second ils dériveraient des Aviculidés.

Pélécypodes Hétérodontes. — Les Hétérodontes ont deux impressions musculaires égales ; les dents sont partagées en cardinales et latérales ; elles alternent et celles d'une valve pénètrent dans des fossettes de l'autre valve.

Ce groupe comprend plusieurs familles importantes ayant entre elles des rapports génétiques, et dont certaines se rattachent directement aux Paléoconques. Ainsi la famille des *Cardiidés* est caractérisée par une coquille présentant des côtes radiales, deux dents cardinales à chaque valve et deux dents latérales. Le genre principal de la famille est le genre *Cardium* qui débute au trias et devient très commun depuis le crétacé jusqu'à l'époque actuelle (ex. : *C. edule*, actuel). Mais dès les temps paléozoïques, ce groupe est représenté (ex. le *Conocardium*, fig. 88). Dans le silurien moyen on trouve le *Præcardium* à test très mince, sans dents cardinales et dont toute l'apparence extérieure rappelle le *Cardium*. Il faut voir dans ce genre Paléoconque la source de la famille des Cardiidés.

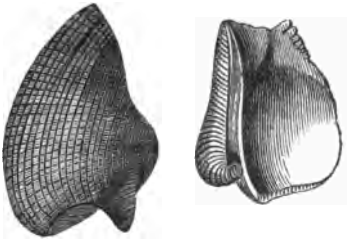


FIG. 88. — *Conocardium aliforme.* (silurien supérieur).

Les *Cyprinidés* ont un crochet fortement enroulé. Il y a un petit sinus à l'impression palléale, ce qui fait de cette famille un lien entre les Hétérodontes Intégripalléaux et les Sinupalléaux. Le genre *Cyprina* se montre dès le jurassique moyen. Ce genre a prospéré pendant le crétacé et le tertiaire. Aujourd'hui, on n'en trouve plus qu'une seule espèce *(C. islandica)* qui habite les mers

froides; elle date du pliocène. De la famille des Cyprinidés est certainement sortie celle des *Vénéridés* qui est sinupalléale et dont les dents latérales sont peu développées. Il y a des formes de transition entre les deux familles, tel est le genre *Pronoë* où le sinus est presque nul et où la dent latérale postérieure existe assez forte. On doit regarder les Vénéridés comme des Cyprinidés qui se sont modifiés. Ils habitent les eaux peu profondes on ne les trouve qu'à partir du jurassique, mais ils se sont surtout développées dans le crétacé et le tertiaire (ex. *Cytherea, Venus).*

Les *Astartidés* se rapprochent des Cyprinidés par leur charnière; il y a aussi deux ou trois dents cardinales et la dent postérieure manque souvent. Dès les temps primaires on trouve des précurseurs de cette famille ; ainsi le genre *Microdon* du dévonien, qui est la souche de la famille. Le genre *Astarte* abonde dans le jurassique et compte encore aujourd'hui plusieurs espèces cantonnées dans les mers froides *(A. borealis)*. La coquille est à peu près circulaire, ornée de lignes d'accroissement. Au-dessus du crochet on trouve une échancrure *(lunule)*. Il n'y a pas de dents latérales. Le genre *Cardita* qu'on trouve depuis le trias, se distingue du précédent par ses côtes radiales et la présence d'une dent latérale postérieure. La coquille est très épaisse.

Les *Cardiniadés* s'allient étroitement aux *Astartidés* et aux *Cyprinidés*. La coquille est allongée, les dents cardinales sont atrophiées; les dents latérales, au contraire, sont souvent fortes. Les Pélécypodes de cette famille sont tous éteints. Ils remontent par le genre *Anthracosia* jusqu'au carbonifère; mais se développent surtout dans le trias et le jurassique. Le genre *Anoplophora* du trias

a une coquille presque quadrangulaire où manque la dent latérale postérieure. Le crochet est antérieur. Le genre *Cardinia* se trouve surtout dans le lias inférieur.

Aux Cardiniadés il faut joindre les *Nayadidés* qui en sont sortis et qui habitent encore les cours d'eau. Il est probable que ce sont des Cardiniadés qui ont changé d'habitat; ils ont quitté les eaux marines ou saumâtres pour les eaux douces. La coquille est ovale, à surface lisse, couverte d'un épiderme. Le genre *Unio* débute dans les couches de Purbeck (jurassique supérieur), mais ne devient abondant que dans le tertiaire. Le genre *Anodonta,* où les dents manquent complètement, remonte à l'éocène.

Les *Mégalodontidés* se rattachent aux Astartidés. La coquille est épaisse à stries concentriques. La charnière prend un développement beaucoup plus grand que chez les Astartes, les dents cardinales au nombre de deux à chaque valve sont fortes et striées. Les crochets sont saillants et recourbés. Le genre *Megalodon* est peu répandu. Il commence au dévonien *(M. cucullatus),* se trouve dans le trias alpin et s'éteint dans le lias. Son importance serait donc médiocre s'ils n'avait pas donné naissance à un groupe très important, celui des *Chamacés*, riche en formes étranges dont l'existence a été très éphémère.

Chamacés. — Les Chamacés sont des Hétérodontes présentant des particularités remarquables. Ils sont réduits aujourd'hui au genre *Chama,* mais dans le jurassique et le crétacé ils ont fourni un grand nombre de formes. Étudions d'abord les *Chamas* pour bien comprendre la structure et la disposition de la coquille des Mollusques de ce groupe.

La coquille est épaisse, à valves inégales. Sa texture est caractéristique ; la couche extérieure est d'une épaisseur considérable, elle est formée de couches parallèles traversées de tubulures ; dessous se trouvent des prismes verticaux, enfin une couche interne mince, poreuse et translucide.

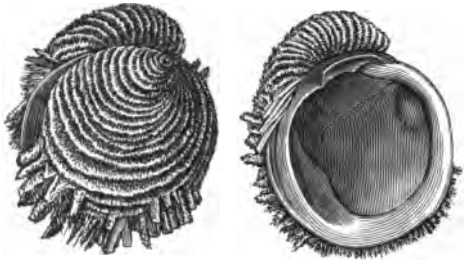


Fig. 89. — *Chama lamellosa.*

Les *Chamas* (fig. 89) sont fixés par le crochet de la plus grande valve, qui est généralement la gauche. Les crochets sont recourbés tous deux et antérieurs. Du côté postérieur on trouve une rainure profonde (rainure ligamentaire) qui reçoit le ligament. Les impressions musculaires sont fortes, surtout celles des adducteurs ; l'impression palléale est simple. Les dents sont fortes et recourbées. En avant de la rainure ligamentaire on trouve sur la valve gauche une fossette allongée et une dent triangulaire, saillante. Appelons pour abréger *f* la fossette et D la dent. Sur la valve droite on trouve une dent allongée F, correspondant à la fossette *f*, et une fossette triangulaire *d* correspondant à la dent D. Les *Chama* sont remarquables encore par la structure feuilletée de leur coquille, couverte de plis concentriques brillants souvent épineux. Ce genre a commencé dans le cré

tacé, et se trouve encore aujourd'hui dans les mers chaudes.

Les Chamacés ont été l'objet de bien des études, et en particulier MM. Munier-Chalmas et Douvillé leur ont consacré plusieurs mémoires importants.

Pour bien se rendre compte des divers genres, il faut d'abord remarquer que les *Chamas*, généralement fixés par leur valve gauche, peuvent aussi se fixer par la valve droite. Dans ce dernier cas c'est la valve gauche qui présente la dent F et la fossette *d*. Les formes fixées par la valve gauche sont dites *formes normales;* on trouve sur leur valve droite F et *d*. Les formes fixées par la valve droite sont dites *formes inverses;* c'est sur leur valve gauche qu'on trouve F et *d*.

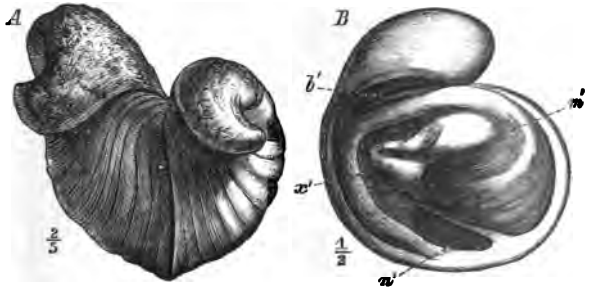


Fig. 90 — *Diceras arietinum :* A, coquille entière; B, valve gauche vue de dedans; *b'*, sillon latéral; *m'*, impression musculaire antérieure; *n'*, impression postérieure; *x'*, dent.

Le groupe des Chamacés commence au jurassique avec les genres *Diceras* (fig. 90), et *Heterodiceras*. Ce sont s formes *normales* dont les crochets et surtout le gauche nt fortement enroulés en manière de cornes. Ils fèrent des *Chamas* par l'existence d'une petite dent usse (que nous appellerons F'), au dessous de la

fossette *d* de la valve droite. Dans *Diceras* le muscle postérieur est fixé sur une lame spéciale *(lame myophore)*, tandis que, dans *Heterodiceras*, ce muscle s'attache dans le plan cardinal lui-même. Ces deux genres sont très abondants dans le jurassique et caractérisent les formations coralliennes de cette époque. Ils se rattachent directement aux *Mégalodontidés*. C'est ce que démontre la lame myophore des Diceras qui se trouve également chez les Mégalodontidés; c'est ce que prouvent encore les formes de passage entre les deux familles. L'une de ces formes est le *Dicerocardium* du jurassique inférieur (rhétien des Alpes) dont les crochets proéminents et enroulés ressemblent à ceux des *Diceras*, mais dont les valves sont égales.

Ainsi les *Mégalodontidés* ont produit la famille des Chamidés qui a débuté par les genres *Diceras* et *Heterodiceras*. Ceux-ci ont donné naissance dans le crétacé (urgonien) au genre *Requienia (R. ammonia)*. Il contient des formes normales, dont la valve gauche très grande, en forme de corne, est surmontée d'un opercule spiral à surface concave qui n'est autre chose que la valve droite. Dans *Requienia* le muscle adducteur s'insère directement sur la valve, tandis que dans un genre voisin, *Toucasia*, également répandu dans l'urgonien *(T. carinata)*, il y a une lame myophore. *Requienia* serait donc dérivé de *Heterodiceras* et *Toucasia* de *Diceras*.

Dans le cénomanien paraît un autre genre : *Apricardia*, dérivé de *Toucasia*, où la lame myophore est plus séparée sur la valve droite du plancher cardinal. Enfin dans le crétacé le plus supérieur se montrent les *Chama* On a donc une série continue depuis les Mégalodontid jusqu'aux Chamas actuels.

Les genres *Diceras* et *Heterodiceras* ont donné naissance aussi à des formes inverses, de même que les Chamas sont tantôt normaux, tantôt inverses. Il faut remarquer d'ailleurs que, dans le genre *Diceras*, c'est tantôt la valve droite, tantôt la valve gauche qui est fixée, bien que les dents F et F′ soient toujours portées par la valve droite. La forme inverse *Monopleura*, commune dans la craie et surtout dans l'urgonien, présente une valve fixée conique et une valve libre, aplatie, operculiforme. Cette dernière est symétrique de la valve droite de l'*Heterodiceras* et porte les dents F et F′ ; c'est donc une valve gauche. Ces deux dents sont presque égales. Les impressions musculaires sont superficielles comme chez l'*Heterodiceras;* elles ne sont jamais portées par une apophyse saillante (ex. : *M. varians* de l'urgonien).

Toutes ces formes inverses apparaissent dans le crétacé inférieur, par conséquent après les formes normales *(Diceras, Heterodiceras)* d'où elles sont sorties. A leur tour elles fournissent dans le crétacé supérieur d'autres formes inverses : les *Caprotines*. Le genre *Caprotina* (cénomanien, ex. : *C. striata)* ressemble par la disposition des valves aux *Monopleura*, mais il y a sur la valve supérieure une lame myophore saillante pour le muscle postérieur pénétrant dans une fossette de la valve inférieure.

Caprinidés. — Les Monopleurinés ont donné naissance dans le cénomanien à un second rameau, celui des Caprinidés. Le genre *Caprina* (fig. 91) *(C. adversa*, cénomanien) présente comme les *Monopleura* et les *Caprotina* deux dents saillantes à la valve supérieure ; il y a une grande lame myophore inférieure, et il n'y en a pas de supérieure. La valve fixée est la plus petite ; elle

est droite et conique; la valve supérieure est longue et spiralée. La valve supérieure est traversée par des canaux longitudinaux qui sont dus à la cause suivante. La couche interne de la coquille est très épaisse; elle est formée de feuillets superposés qui ne sont pas adhérents entre eux, de là des lacunes. Ces lacunes (appelées aussi chambres à eau) se trouvent également sous les crochets chez les *Diceras* et sont représentées par des stries chez les *Monopleura* et les *Requienia*.

Fig. 91. — Caprine.

Le genre *Plagioptychus* se trouve dans le turonien et le sénonien. Il dérive du genre *Caprina*. Sa charnière est la même avec une dent plus développée. La valve libre est plus petite.

Rudistes. — Les Rudistes sont des Pélécypodes très aberrants également issus des Monopleurinés. Ils prennent leur développement maximum dans le turonien supérieur, le sénonien et le danien. La valve inférieure est conique et la valve supérieure est operculaire au lieu d'être enroulée. Leur test présente une structure qui n'existe pas chez les autres Pélécypodes. La couc externe présente des prismes parallèles entre eux qui, lieu d'être normaux à la surface de la coquille, sont ı rallèles à cette surface. Ils sont traversés par des pl:

chers transverses, horizontaux, qui se relèvent vers le haut, ce qui donne lieu à une structure articulée ; cette couche est épaisse et la loge occupée par l'animal est petite. La valve supérieure présente toujours deux fortes dents cardinales F F', correspondant à celles des *Monopleura*. En avant de ces dents se trouvent deux fortes saillies *(apophyses musculaires)* qui supportent les adducteurs et qui s'engrènent dans des cavités de la valve inférieure. La présence de ces apophyses est constante chez tous les Rudistes.

Le genre *Sphærulites* paraît dans le cénomanien supérieur en même temps que les *Caprotina (Sp. foliaceus* de l'île d'Aix). Sur la valve fixée on voit un sillon qui est le repli ligamentaire ou *arête cardinale* aboutissant à une cavité ligamentaire. Sur le test de la valve fixée, on voit deux inflexions que M. Douvillé, par analogie avec ce qui a lieu chez les *Chamas* actuels, regarde comme correspondant aux ouvertures anale et respiratoire.

Le genre *Radiolites* se développe en même temps que les *Sphærulites*. Il en diffère par l'absence de l'arête cardinale et de la cavité ligamentaire. Il n'y a donc plus de ligament et la valve supérieure est réduite à l'état d'opercule analogue à celui des Gastéropodes. Chez les *Biradolites* on voit sur la grande valve conique inférieure deux bandes à côtes fines (ex. : *Birad. cornupastoris* du turonien et *Birad. fissicostatus* du sénonien). Chez certains Radiolites les bandes sont remplacées par des crêtes internes *(piliers)*. On en a fait un groupe spécial, le genre *Lapeirousia* (ex. : *Lap. Jouanettii* du danien).

A côté des *Radiolitidés* il faut placer les *Ichthyosarcolithes*. Ce sont des Rudistes connus surtout par leur moule interne. Ils sont remarquables par le cloisonne-

ment transversal de la cavité de la grande valve. Ces cloisons arquées donnent au moule une certaine ressemblance avec la chair des poissons (de là leur nom). L'étude de l'appareil cardinal de l'*Ichthyosarcolithus triangularis*, par M. Douvillé, montre que ce genre généralement confondu avec le genre *Caprinula* doit être rapproché des *Radiolitidés*.

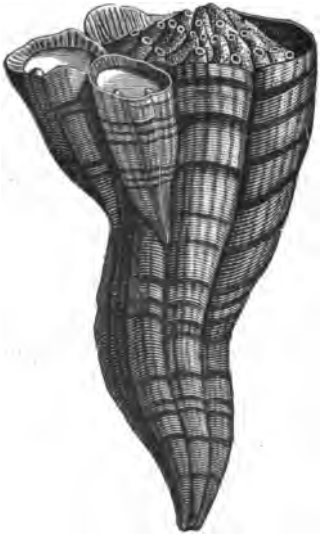


Fig. 92. — *Hippurites Toucasianus.*

Les *Hippurites* qui apparaissent un peu plus tard que les Sphærulites à la base du turonien forment souvent de véritables récifs dans le crétacé moyen et supérieur de l'Europe méridionale. La valve inférieure, en cône allongé, est souvent rugueuse, d'où est venu le nom de *Rudistes* donné par Lamarck à tout le groupe). La valve supérieure est plate ou légèrement convexe. Les *H. cornuvaccinum*, *H. Toucasianus* et *H. organisans* atteignent une grande taille, de 0m,50 à 1 mètre, et se pressent souvent parallèlement en manière de jeux d'orgues (d'où le nom de *H. organisans*). La valve supérieure présente des canaux rappelant ceux des *Caprines*. On y voit en outre deux ouvertures, ou *oscules*, qui correspondent au sommet de deux piliers internes de la valve inférieure. Ils répondent vraisemblablement aux ouver-

tures respiratoire et anale du manteau. La cavité ligamentaire paraît manquer chez un certain nombre d'Hippu-

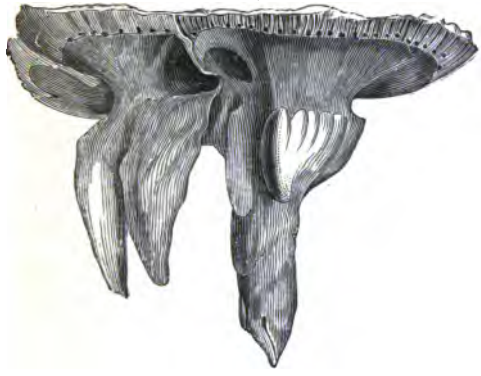


FIG. 93. — *Hippurites radiosus*, valve supérieure montrant les dents cardinales.

FIG. 94. — *Hippurites radiosus*, valve inférieure montrant les piliers.

rites (ex. : *H. giganteus)*; l'arête cardinale disparaît même chez certains *(H. bioculatus)*.

Les Hippurites commencent dans le turonien supérieur *(H. cornuvaccinum)* et disparaissent avec le danien *(H. radiosus*, fig. 93 et 94). Les Hippurites ont comme on le voit des affinités complexes ; ils ont la lame myophore postérieure des *Caprotina*, tandis que les canaux de la petite valve rappellent les *Caprines*. Il faut probablement les regarder comme dérivés des *Caprines*, tandis que les autres Rudistes sont sortis directement des Monopleurinés, dont ils ont l'appareil cardinal.

Évolution des Pélécypodes. — Nous pouvons résumer rapidement ce chapitre sur les Pélécypodes. Ces Mollusques sont vraisemblablement sortis des Gastéropodes. Les plus anciens sont les Paléoconques, dépourvus de dents cardinales. Ils sont la souche commune de tout le groupe. Les Integripalliata sont les plus importants dans les terrains primaires et secondaires ; les Sinupalliata ne commencent réellement que dans le jurassique. Les Dimyaires ont aussi précédé les Monomyaires qui en sont dérivés par atrophie graduelle d'un adducteur.

Certaines familles, comme les Caprinidés et les Rudistes ont été très éphémères, mais dérivent d'une souche qui émet encore des rameaux (Chamacés).

II. SCAPHOPODES

Les Scaphopodes ou Dentales sont des mollusques sans tête distincte, enfermés dans une coquille tubuleuse ouverte aux deux extrémités. Le pied élargi a été comparé à la proue d'un navire, ce qui leur a valu le nom de Scaphopodes.

Les Dentales, qui se trouvent aujourd'hui dans toutes les mers, se montrent à l'état fossile dans tous les terrains à partir du silurien, mais ils deviennent surtout communs dans le tertiaire. Les anciennes formes sont généralement lisses (*D. antiquum* du dévonien), tandis que les plus récentes sont striées longitudinalement (*D. elephantinum*, encore vivant).

Ce groupe n'a que très peu varié depuis son apparition. Ses affinités le placent à côté des Gastéropodes et des Pélécypodes. Ils se rapprochent des derniers par l'absence de tête distincte, la symétrie du corps, la forme du pied, mais ils rappellent les premiers par leur radula.

On doit vraisemblablement les regarder comme dérivés des Gastéropodes. Ceux-ci remontent au cambrien, tandis que les Scaphopodes commencent au silurien.

CHAPITRE IX

LES MOLLUSQUES

— Fin —

CÉPHALOPODES

Organisation générale. Coquille des Tétrabranchiaux actuels. Nautile. Coquille des Dibranchiaux actuels. Spirule. I. *Tétrabranchiaux*. Formes droites. Formes arquées. Formes enroulées. Formes déroulées. Evolution des Tétrabranchiaux. II. *Ammonées*. Coquille. Cloisons. Chambre d'habitation. Siphon. Aptychus. Hypothèses sur l'animal des Ammonées. Ammonées paléozoïques. Ammonites permo-triasiques. Ammonites jurassiques. Ammonites crétacées. Formes déroulées. III. *Dibranchiaux*. Bélemnitidés. Spirulidés. Sépiidés. Chondrophores. Octopodes. Evolution des Céphalopodes.

Organisation générale. — Les Céphalopodes sont les ›llusques les plus élevés en organisation. Ils ont une

tête très distincte, pourvue de deux grands yeux latéraux. La bouche est entourée de bras munis de ventouses. Le corps de l'animal est couvert d'une enveloppe : le *manteau*, constituant du côté ventral une cavité : la *cavité branchiale* contenant les branchies. Cette cavité communique avec le dehors par une longue fente transversale. Il y a de plus en haut un tube appelé l'*entonnoir*, pour la sortie de l'eau.

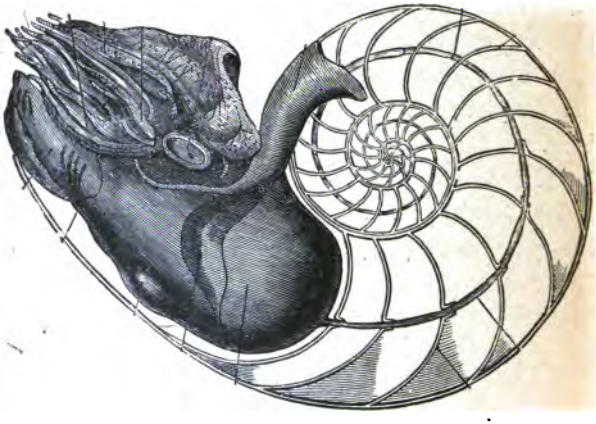


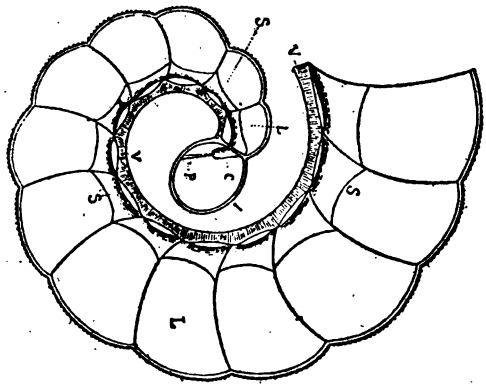
Fig. 95. — *Nautilus pompilius*. Coquille coupée; l'animal occupe la chambre antérieure.

Les Céphalopodes actuels se divisent en deux ordres : les *Tétrabranchiaux* munis de quatre branchies, deux de chaque côté, et les *Dibranchiaux* qui ont seulement deux branchies, une de chaque côté.

Coquille des Tétrabranchiaux actuels. — Nautile. Les Tétrabranchiaux sont uniquement représentés jourd'hui par les Nautiles *(Nautilus pompilius)*. Ce s les seuls Céphalopodes actuels pourvus d'une coqu externe. Chez le Nautile, cette coquille est enroulée

spirale dans un plan, et les tours sont contigus (fig. 95). La coquille est divisée en chambres successives par des cloisons simples légèrement concaves. La dernière loge, ou grande loge, est seule occupée par l'animal. Les autres, dites chambres à air, ont été successivement occupées par lui dans le cours du développement et sont réduites au rôle de flotteur. Chaque cloison pousse en arrière une sorte de prolongement en forme de goulot : c'est le *goulot siphonal*. Les goulots servent de gaine à un tube membraneux : le *siphon*. Ce dernier contient un cordon vasculaire : le *funicule*, partant de la partie postérieure du corps de l'animal. Le côté externe de la coquille correspond à la bouche et à l'entonnoir ; c'est le *côté ventral* ; le côté interne sera le *côté dorsal*.

Le siphon occupe le centre des loges. Il se prolonge jusqu'au bout de la loge initiale ou *nucleus* et arrive au contact de la paroi interne de cette loge. En outre celle-ci présente à l'extérieur une dépression, la *cicatrice*.



ig. 96.— *Spirula Peroni* (d'après M. Munier-Chalmas) : *i*, loge initiale ; *p*, prosiphon ; *c*, cæcum siphonal ; *l l*, loges aériennes ; *s. s*, siphon, *v v*, paroi ventrale de la coquille.

Coquille des Dibranchiaux actuels. — *Spirule.* — La coquille est mal développée chez les Dibranchiaux et elle est à l'intérieur du corps. Chez la *Spirule (Spirula Peroni)*, elle est couverte par le manteau. C'est là qu'elle est le mieux conformée (fig. 96). La convexité des tours correspond au dos de l'animal et les tours de spire sont enroulés sur le ventre de l'animal au lieu de l'être sur le dos comme chez le Nautile.

Le siphon est placé le long de la concavité des tours. Il ne s'étend pas jusqu'au fond de la loge initiale *(nucleus* ou *ovisac)*; il s'y termine par un petit cæcum : le *protosiphon* (Owen), uni à la paroi de la loge initiale par un ligament fibreux : le *prosiphon* (Munier-Chalmas). Enfin, il n'y a pas de cicatrice.

I. TÉTRABRANCHIAUX

Les Tétrabranchiaux fossiles sont reconnus comme tels à cause de leur cicatrice, et de leur siphon qui se continue jusqu'au fond de la première loge. Il est probable qu'on ne doit pas regarder celle-ci comme la loge intitiale, correspondant au nucléus des Spirules. Beaucoup de paléontologistes, entre autres Barrande et Hyatt, pensent que la cicatrice était ouverte et communiquait avec une loge à parois membraneuses représentant le nucléus des Spirules. On a même reconnu la surface d'attache de cette loge caduque au bord d'une area qui entoure la cicatrice.

Formes droites. — Les Tétrabranchiaux se montr
dès le cambrien et deviennent très nombreux dans
silurien inférieur. Les formes les plus anciennes s
droites, c'est-à-dire que la coquille au lieu d'être

ralée comme chez les Nautiles, est absolument déroulée. Ces formes ont été nommées *Orthoceras* (fig. 97 et fig. 99).

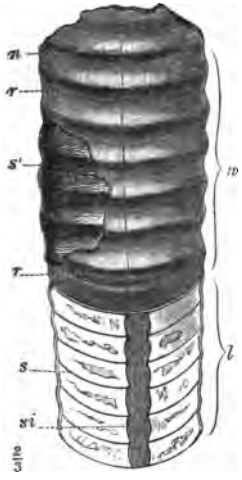


FIG 97. — *Orthoceras annulatum* : *w*, chambre d'habitation ; *l*, chambre à air ; *r*, noyaux pierreux ; *s'*, surface de la coquille ; *n*, ligne normale sur la chambre d'habitation ; *si*, siphon.

FIG. 98. — *Gomphoceras ellipticus.*

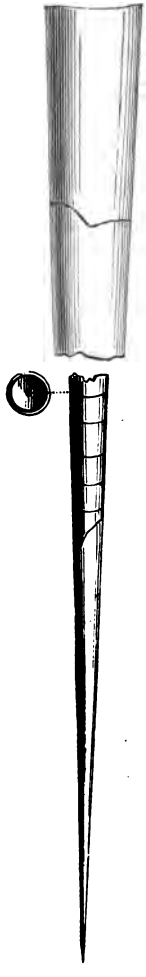


FIG. 99. — *Orthoceras regulare.*

La coquille se termine en cône. les cloisons sont simples et concaves, le siphon est généralementcentral. Il peut être soit cylindrique, soit constitué par une suite d'étranglements et de renflements successifs.

Le nombre des chambres chez les *Orthoceras* est invariable. Dans *Orthoceras truncatum*, la coquille est toujours tronquée postérieurement ; il n'y a pas de cicatrice. On trouve au plus huit loges dans cette espèce et jamais moins de quatre. Barrande en a conclu que les Orthoceras rejetaient à intervalles réguliers leurs anciennes chambres et diminuaient ainsi la longueur de leur coquille. Ils réparaient celle-ci par une calotte conique ; il est probable que cette réparation se faisait à l'aide de longs bras analogues à ceux de l'Argonaute femelle.

Les Orthocères se montrent avec le silurien et atteignent leur développement maximum dans le silurien supérieur où certains atteignent une taille de un à deux mètres *(O. cochleatum)*. Ils s'éteignent dans le trias *(O. dubium O. elegaus)*.

Les Orthocères du cambrien et du silurien inférieur, c'est-à-dire les formes les plus anciennes présentent des particularités remarquables. La chambre d'habitation se continue par un large siphon et les chambres à air sont rejetées sur le côté. Ainsi le siphon n'est plus central, il est latéral. Ces Orthocères forment le genre spécial *Endoceras* : (ex. *E. duplex)*. Souvent le large siphon est obstrué par des dépôts calcaires en forme de cônes emboîtés les uns dans les autres.

Dans toutes les formes précédentes, l'ouverture de la coquille est large ou à peine rétrécie ; l'animal, comm celui du Nautile, pouvait faire saillie au dehors. Au con traire, il y en a d'autres, les *Gomphoceras* (fig. 98), dan

lesquelles l'animal devait être étroitement emprisonné. La coquille ventrue en forme de poire allongée, présente une ouverture très rétrécie, ressemblant à un T. Par cette ouverture sortaient probablement l'entonnoir et les bras. Les *Gomphoceras* atteignent leur maximum dans le silurien supérieur et disparaissent dans le carbonifère.

Formes arquées. — D'autres Tétrabranchiaux diffèrent des *Orthoceras* par leur coquille plus ou moins arquée. Le siphon se trouve du côté convexe, c'est-à-dire ventral (par analogie avec les Nautiles). On a créé pour ces coquilles le genre *Cyrtoceras*. Certains *Cyrtoceras* ont une bouche rétrécie ; on en a fait le genre *Phragmoceras*.

Les *Cyrtoceras* se rattachent intimement aux *Orthoceras*. Beaucoup de ceux-ci, comme l'a montré Barrande, ont un siphon plus ou moins excentrique et une coquille plus ou moins courbe. Ainsi dans *Orthoceras dulce*, il y a des individus droits et d'autres arqués.

Il n'est pas facile de séparer nettement le genre *Cyrtoceras* simplement arqué du genre *Gyroceras* (silurien supérieur et dévonien), où la coquille s'enroule plus ou moins en spirale, car il y a des intermédiaires. Les tours de spire peuvent être placés dans des plans un peu différents et ont ainsi une tendance à s'enrouler en hélice comme la coquille des Gastéropodes. Cette particularité a fourni le genre *Trochoceras*, presque cantonné dans le silurien supérieur. Il y a tous les intermédiaires entre les deux genres *Gyroceras* et *Trochoceras* et la même espèce présente des variations.

Formes enroulées. — Les coquilles du genre *Nautilus* sont enroulées en spirale ; les tours de spire sont dans le même plan et se touchent, de sorte que la coquille est discoïdale. Le siphon est central, les cloisons laissent

généralement sur les moules internes une ligne suturale simple et concave. Les formes les plus anciennes, qui remontent au silurien, sont largement ombiliquées, c'est-à-dire que la partie centrale correspondant aux premières loges présente plusieurs tours de spire; il y a souvent un vide au milieu de l'ombilic. C'est ce qui a lieu dans le sous-genre *Trematodiscus* abondant au carbonifère *(T. Koninckii)*.

Le sous-genre *Nautilus* proprement dit commence au trias ; l'ombilic est petit et la ligne suturale qui est simple, peut présenter aussi des lobes peu profonds. Il peut y avoir sur la surface des côtes fines parallèles à l'enroulement, coupées par de fines stries transversales (ex. : *N. striatus* du lias), ou bien comme dans les espèces du crétacé, il peut y avoir de fortes côtes en chevrons *(N. plicatus* de l'aptien). La surface peut aussi être lisse ou ornée seulement de fines stries transversales. C'est ce qu'on voit chez les espèces actuelles. Il n'y a actuellement que quatre espèces vivantes (ex. : *N. pompilius)* habitant les mers chaudes.

Le genre *Aturia* de l'éocène et du miocène présente une ligne suturale fortement courbée en zigzag *(A. zigzag)*. Le siphon est interne, c'est-à-dire placé sur le côté concave et se compose de goulots emboîtés les uns dans les autres.

Formes déroulées. — Certaines formes Nautiloïdes présentent une coquille d'abord enroulée en spirale, mais le dernier tour se déroule et devient droit; il est quelquefois très long. Par leur partie droite, ces formes appelées *Lituites* peuvent donc être confondues avec des *Orthoceras*, et par leur partie enroulée avec des Nautiles. Les cloisons sont simples comme celles des Nautiles propre

ment dits. L'ouverture est contractée. Ces formes n'existent que dans le silurien, surtout dans le silurien supérieur.

Évolution des Tétrabranchiaux. — Les Tétrabranchiaux nous présentent ce fait remarquable que leur développement maximum a lieu dans le silurien supérieur. C'est alors qu'ils prennent la plus grande variété de formes ; qu'on trouve à la fois des coquilles droites, arquées, spiralées et déroulées. Cela indique qu'il faut chercher plus loin leur origine ; elle remonte évidemment au cambrien. Comme dans ce dernier terrain, les formes trouvées jusqu'ici sont droites ou faiblement courbées, il faut regarder les *Orthoceras* comme les formes souches des Tétrabranchiaux. D'autre part les parties jeunes des coquilles de Nautiles, c'est-à-dire les premières loges, sont souvent faiblement spiralées ou simplement arquées, de manière à rappeler les genres *Cyrtoceras* ou *Gyroceras*. C'est ce qui fait croire que les *Orthoceras*, *Cyrtoceras*, *Gyroceras*, *Nautilus*, sont simplement des stades de développement par lesquels passeraient des formes sorties d'un tronc commun, mais différentes les unes des autres.

Un fait curieux et inexpliqué, c'est qu'à chaque forme à ouverture simple correspond une forme à ouverture rétrécie. Ainsi :

Au genre	*Orthoceras*	correspond le genre	*Gomphoceras.*
—	*Cyrtoceras*	—	*Phragmoceras.*
—	*Nautilus*	—	*Hercoceras.*
—	*Discoceras*	—	*Lituites.*
—	*Trochoceras*	—	*Adelphoceras.*

On peut se demander s'il ne s'agit pas seulement ici le différences sexuelles ; mais il est difficile d'admettre

cette opinion, car le nombre des espèces dans les genres à ouvertures rétrécies est beaucoup moins considérable que dans les genres à ouvertures simples.

II. AMMONÉES

Depuis longtemps on connaît de nombreuses coquilles fossiles appelées vulgairement *cornes d'Ammon*, à cause probablement de leur ressemblance avec les cornes enroulées du bélier dont on ornait, en Lybie, la figure de Jupiter Ammon. Ces coquilles furent décrites au siècle dernier, notamment par Bruguière, sous le nom d'*Ammonites*. On en faisait un seul genre ; mais ce genre contient aujourd'hui 3 ou 4000 espèces. Aussi l'a-t-on démembré et a-t-on fait de toutes ces formes un ordre, l'ordre des *Ammonées*.

Coquille. — Les Ammonées ont généralement une coquille enroulée en spirale dans un même plan et à tours contigus. Ainsi, par l'extérieur, ces coquilles ressemblent à celle des Nautilidés. Il en est de même pour la constitution histologique. On distingue trois couches : une couche externe *(ostracum)*, une interne *(couche nacrée)*, et une couche accessoire tout à fait interne *(couche ridée)*. Les moules internes des Ammonées portent une ornementation extérieure formée de stries creuses correspondant à la couche ridée du test.

La coquille se divise en deux parties distinctes : une centrale formée par des loges à air et un siphon, et une partie périphérique constituée par une grande chambre d'habitation.

Le siphon se termine dans la loge initiale par un *protosiphon* et un *prosiphon*. Il n'y a pas de cicatrice. Ainsi

les Ammonées, au point de vue de la loge initiale et du siphon, se rapprochent des Dibranchiaux et s'éloignent des Nautiles.

Cloisons. — Les chambres sont séparées par des cloisons. Celles-ci qui, sur une section de la coquille, paraissent simples, devaient se replier sur le bord d'une manière sinueuse, car on trouve sur les moules des lignes plus ou moins compliquées appelées *lignes suturales*. Ces lignes ne sont pas simples comme chez les Nautiles; elles présentent une série de dépressions dont la concavité est tournée vers l'ouverture de la coquille; ce sont les *lobes*. Ces dépressions sont intercalées entre des saillies à convexité dirigées vers l'ouverture et nommées les *selles*.

Fig. 100. — Portion d'Ammonite montrant la ligne suturale persillée.

Les lobes et les selles sont distribués avec régularité. On distingue six lobes principaux : 1° un lobe placé près de la convexité; c'est le lobe *ventral* ou *siphonal*, parce que l'on regarde la convexité comme correspondant à l'entonnoir, par analogie avec le Nautile; 2° un lobe placé juste à l'opposé, le *lobe dorsal*, et 3° deux *lobes l 'éraux* de chaque côté. Les selles et les lobes sont r rfois simples *(Goniatites)*; en général, ils sont décou- s en lobes et en selles secondaires, et la ligne sutu- e alors très découpée est dite *persillée* (fig. 100).

D'ailleurs cette ligne suturale se complique avec l'âge. Si l'on considère les premières lignes suturales, celles qui correspondent aux loges les plus centrales, elles sont d'abord simples comme celles des *Nautilides*, des *Clyménies* et des *Goniatites;* plus tard la ligne s'échancre et devient ondulée, puis très sinueuse.

Chambre d'habitation. Ouverture. — La grandeur de la chambre d'habitation est notable; elle occupe souvent la moitié ou les deux tiers du dernier tour. Cela permet de supposer que les animaux des Ammonites y étaient contenus en entier et par conséquent que leur coquille était externe comme celle des Nautilidés. Plusieurs faits viennent à l'appui de cette opinion.

1° L'ouverture de la coquille est très contractée et souvent partagée en plusieurs orifices. Tel est le *Morphoceras pseudoanceps*. Il y a là cinq orifices: l'un médian très allongé, correspondant probablement à la bouche, à ses tentacules et à l'entonnoir; deux autres latéraux arrondis qui devaient correspondre aux yeux; enfin, deux ouvertures irrégulières par lesquelles l'animal étendait probablement deux bras dorsaux analogues à ceux des Argonautes. Souvent le bord buccal présente des apophyses plus ou moins larges (ex. : *Perisphinctes)* appellées oreillettes, dont le rôle n'est pas connu.

2° On a trouvé au fond de la chambre d'habitation l'impression des muscles d'attache et l'anneau d'adhérence du manteau.

3° La structure du test est identique à celle des Nautiles.

4° Sur la coquille ou sur le moule on trouve des ornements, par exemple des épines, qui semblent caractéristiques de coquilles externes.

Siphon. — Le siphon est généralement ventral, c'est-à-dire placé sur le bord convexe. Chez les Clyménies il est sur le bord concave, c'est-à-dire interne. La position d'ailleurs varie avec l'âge. Chez les jeunes Ammonites, c'est-à-dire dans les premiers tours, il est d'abord central, puis devient marginal.

Ce siphon est formé de goulots calcaires présentés par les cloisons, et qui devaient embrasser un siphon membraneux. Les goulots sont dirigés vers l'ouverture chez les véritables Ammonites et vers l'ombilic chez les *Goniatitidés* seuls. D'ailleurs la différence n'est manifeste que quand on compare des Ammonites et des Goniatites adultes, car chez les jeunes Ammonites les premiers tours montrent un siphon dirigé en arrière comme chez les *Goniatites*.

FIG. 101. — *Aspidoceras circumspinosum* avec *aptychus* en place.

Aptychus. — On trouve souvent dans la chambre d'habitation des Ammonites un corps aplati corné ou calcaire, simple ou bien composé de deux valves (fig. 101). On lui donne d'une manière générale le nom d'*aptychus;* quand il est composé de deux parties c'est un *synaptychus*, quand il est simple c'est un *Anaptychus*.

Les aptychus sont probablement des opercules. Souvent en effet, l'aptychus s'adapte bien à la forme de l'ouverture; d'ailleurs chez beaucoup de Gastéropodes l'opercule n'a ni la forme ni les dimensions de l'ouverture.

Hypothèses sur l'animal des Ammonées. — D'après ce

qui précède l'animal des Ammonées devait se trouver dans la grande loge, comme celui des Nautiles; sa coquille était externe. On ne peut faire sur lui que des hypothèses, vu qu'on n'a trouvé de lui que la coquille. Pour la plupart des paléontologistes les Ammonées ne devaient pas différer beaucoup des Nautiles. M. Munier-Chalmas les rapproche des Spirules dont la coquille est interne, à cause de la loge initiale et du prosiphon.

Une autre opinion soutenue par Suess et reprise par Steinmann veut que les Ammonites soient les prédécesseurs et les ancêtres des Argonautes actuels. On sait que l'Argonaute femelle possède une coquille où se trouvent ses œufs et qu'elle soutient à l'aide de ses larges bras dorsaux. Cette coquille n'est pas cloisonnée; elle est entièrement mince, et comme papyracée. Steinmann la compare à la couche externe de la coquille de l'Ammonite. La différence entre les deux coquilles tiendrait à la séparation de l'animal et de sa coquille. Celle-ci aurait disparu chez le mâle et aurait été retenue chez la femelle pour protéger les œufs. Quant à l'aptychus, ce serait l'appareil de consolidation des cartilages de l'entonnoir comparable à une pièce qu'on trouve chez les Céphalopodes actuels à la base de l'entonnoir.

Ainsi d'après Suess et Steinmann les Ammonées seraient les ancêtres des Argonautes; d'après Munier-Chalmas, leur dernier représentant serait la Spirule. Mais d'après les uns et les autres il faudrait les ranger parmi les Céphalopodes Dibranchiaux. Cependant comme on l'a vu plus haut, les Ammonées doivent différer assez peu d Nautilidés; elles ont probablement avec eux une parer réelle et en sont vraisemblablement dérivées. On pe donc en faire un ordre à part reliant les Tétrabranchia

aux Dibranchiaux. Grâce aux travaux de divers savants, entre autres ceux de Mojsisovics et de Neumayr, l'évolution des formes de ce groupe est en grande partie connue.

Ammonées Paléozoïques. — Les Ammonées sont représentées dans les terrains paléozoïques par les *Goniatites* (fig. 102) et les *Clyménies* qui forment ensemble la grande famille des *Goniatitidés.* Elle est caractérisée

FIG. 102. — *Goniatites lamellosus.* Coquille et ligne suturale.

FIG. 103. — *Clymenia Sedwicki.*

par une ligne suturale simple ; il y a des selles et des lobes, mais non divisés.

Les Goniatitidés sont évidemment sortis des Nautilidés ; ils paraissent seulement à partir du dévonien. On doit chercher leur origine dans les formes nautiloïdes pourvues d'une capsule embryonnaire caduque correspondant à l'ovisac ; telles sont les *Trocholites.* A partir de cette souche commune les Goniatites se partagent

d'après Mojsisovics en deux groupes caractérisés par leur ligne suturale. Dans le premier il n'y a sur chaque côté qu'un lobe latéral ou plusieurs égaux; dans le second groupe les lobes latéraux sont plus nombreux et inégaux.

Ces deux séries sont les *Anarcestinés* et les *Mimoceratinés*. Dans la première on peut citer *Anarcestes* et *Tornoceras* du dévonien, *Glyphioceras* du carbonifère *(G. striatus, G. diadema)*; dans la seconde série se trouvent des genres importants comme *Mimoceras*, *Agoniatites*, *Prolecanites*, *Pronorites*. On peut citer en particulier le genre *Bactrites* du dévonien dont la coquille n'est pas enroulée en spirale et ressemble à un *Orthoceras*, mais présente une chambre initiale. C'est évidemment une forme de transition rattachant les Ammonées aux Nautilidés.

Quant aux Clyménies (fig. 103) elles se distinguent des Goniatites véritables par le siphon placé sur le côté interne; il y a un seul lobe latéral. Ces coquilles sont cantonnées dans le dévonien supérieur (ex.: *C. undulata*, *C. Sedgwicki)*. C'est donc un rameau d'Ammonées rapidement éteint.

Ammonites permo-triasiques. — Les véritables Ammonites apparaissent avec le permien et le trias. Elles sont caractérisées comme on l'a vu par leur ligne suturale compliquée et leurs goulots siphonaux dirigés en avant. Mais dans les premiers types les caractères ne sont pas aussi tranchés; chez les jeunes individus permiens et triasiques, les goulots siphonaux sont encore en arrièr comme chez les Goniatites, et les sutures passent par l stade goniatite. Il est donc incontestable que les Ammonites vraies descendent des Goniatites.

On les divise en deux grands groupes d'après la disposition de la première suture, c'est-à-dire de celle qui sépare la chambre embryonnaire de la seconde. Cette ligne suturale peut présenter une large selle ventrale, ou bien présenter une selle étroite et de petites selles latérales ; de là les deux groupes des *Latisellati* et des *Angustisellati*. Les *Latisellati* paraissent dérivés des *Anarcestinés* et les *Angustisellati* des *Mimocératinés* (Steinmann, *Paläontologie)*.

Les *Latisellati* se trouvent exclusivement dans le permien et le trias, et l'on peut y distinguer immédiatement les *Trachyostracés* (Mojsisovics) et les *Leiostracés*. Les premiers ont une coquille présentant des côtes et des nodosités ; les seconds sont lisses.

La première division contient les Cératitidés. Les *Ceratitidés* sont exclusivement triasiques ; leurs selles sont simples et arrondies, leurs lobes sont dentelés. Le genre *Ceratites* est très abondant dans le trias (*C. nodosus*, fig. 104). Le genre *Trachyceras* présente à sa surface plusieurs séries concentriques de nodosités ; les lobes sont profonds et très divisés *(T. aon*, fig. 105).

Les Leiostracés ne comprennent que la famille des *Arcestidés* où les lobes et selles sont très nombreux et découpés. Là se trouvent les espèces les plus anciennes des Ammonites véritables : le *Cyclolobus Oldhami* du permien des Indes orientales, l'*Arcestes antiquus* également du permien.

Les *Augustisellati* sont relativement peu représentés dans le permien et le trias. Ce qui domine dans ce groupe, ce sont les Ammonites *Serratiformes*, c'est-à-dire dont les lobes et les selles très nombreux se terminent en pointe. Telle est la famille des *Pinacocera-*

tidés qui a dû prendre naissance de certaines Goniatites à lobes et selles anguleux (*Beloceras*).

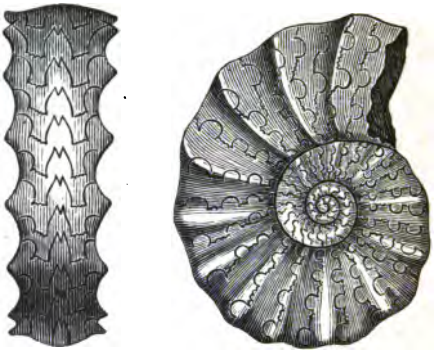


FIG. 104. — *Ceratites nodosus.*

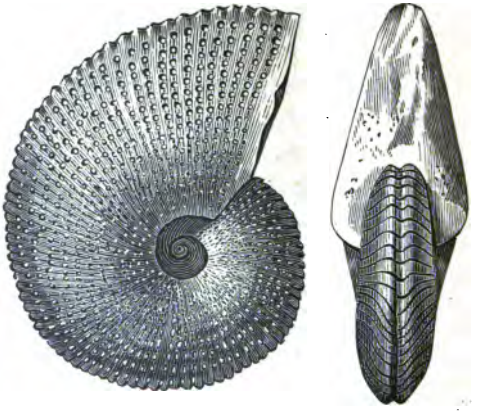


FIG. 105. — *Ammonites (Trachyceras) aon.*

Certaines espèces comme *Pinacoceras (P. Metterni* de Hallstadt) atteignent 1 mètre à $1^m,5$ de diamètre. (formes sont remarquables par leur surface lisse.

Il y a aussi des *Angustisellati Linguatiformes*, c'est-à-dire dont les lobes sont allongés en forme de langue et se terminent par une partie large plus ou moins découpée ; les selles larges à la base sont arrondies au sommet et découpées sur les côtés. Dans ce groupe se trouve la famille des *Ptychitidés*. La coquille est discoïde, l'ombilic petit ; il y a des plis rayonnants souvent peu visibles. Le genre *Xenodiscus* est le plus ancien, il se trouve dans le permien des Indes. La surface est aplatie, tandis que dans le genre *Ptychites* du Muschelkalk la surface est arrondie. Les Linguatiformes sont probablement dérivés des Goniatitidés du genre *Pharciceras* à lobes et selles arrondis.

Ammonites jurassiques. — Les Ammonites déjà abondantes au trias, prennent un développement considérable pendant la période jurassique. Les familles qui y sont réprésentées sont riches en genres et en espèces.

Les *Amalthéidés* sont vraisemblablement sortis des *Ptychitidés* triasiques, et il est souvent difficile de bien distinguer les deux groupes. Chez les *Amalthéidés*, on retrouve le caractère linguatiforme des lobes. La coquille est carénée, l'ombilic est petit. Dans le genre *Oxynoticeras* (*O. oxynotum* du lias moyen), la coquille est aplatie et tranchante ; des côtes fines s'infléchissant en avant donnent à la carène un aspect finement dentelé. Dans le genre *Amaltheus*, les côtes qui traversent la carène se surélèvent et forment comme une rangée de perles (*A. margaritatus*, fig. 106, lias). Chez les *Cardioceras* (*C. cordatum* oxfordien), la carène est très saillante et très dentelée, et les côtes, avant d'y arriver, forment un tubercule à partir duquel elles se divisent. Les individus sont tantôt aplatis ou renflés. D'après d'Orbigny, les formes

épaisses correspondaient à des femelles et les formes minces à des mâles.

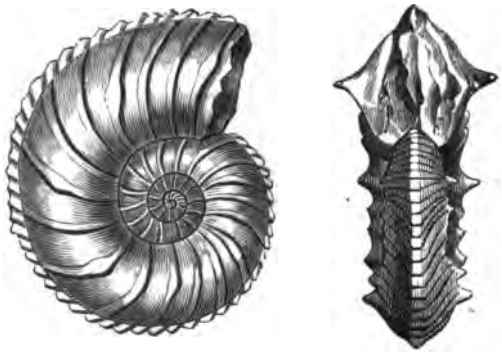


FIG. 106. — *Ammonites (Amaltheus) margaritatus.*

Les *Phyllocératidés* sont des Ammonites *Lanceolatiformes*, c'est-à-dire que les lobes et les selles, ramifiés en forme de feuilles, sont amincis à la base et s'élargissent ensuite. Ce groupe est sorti, comme le montre la comparaison des lignes suturales, des Goniatites appartenant aux genres *Pronorites* et *Prolecanites* (carbonifère, permien). Chez les *Phyllocératides*, les selles se terminent par des têtes arrondies en forme de feuilles. Cette famille débute dans le trias avec le genre *Megaphyllites*. Le genre *Phylloceras* à tours très embrassants, à ombilic étroit, se développe dans le lias et strias, l'oolite *(Ph. heterophyllum)*. Il y a des côtes passant sur le dos sans s'interrompre.

Les *Lytocératidés*, au lieu d'avoir des tours embrassants, comme les précédents, ont des tours contigus, de sorte que l'ombilic est large, ex. : le genre *Lytoceras* qui débute au lias inférieur *(L. fimbriatum, E. cornucopiæ)*. Les lobes et les selles sont divisés symétriquement.

Les *Ægoceratidés* forment le groupe le plus important des Lancéolatiformes. La coquille est plate, discoïde, à large ombilic. La ligne suturale présente un caractère phylloïde très prononcé; il y a deux lobes latéraux avec des lobes auxiliaires peu développés. Les selles sont divisées en deux parties, mais non symétriquement. Il y a un anaptychus. Ce groupe commence dans les couches les plus profondes du lias avec le genre *Psiloceras (P. planorbis)*. Ce genre a fourni deux séries de formes : les *Carinati* qui présentent une quille médiane sur le côté externe, et les *Annulati* qui n'en ont pas ; leur coquille présente des côtes fortes et droites.

Dans les *Carinati*, on peut citer le genre *Arietites* où la quille est bordée de deux sillons *(A. bisulcatus* du lias moyen). Il a fourni le genre *Harpoceras* également bien caréné, où l'ouverture présente des oreillettes *(H. opalinum)*. Ce genre, qui s'est continué du lias moyen à l'oxfordien inférieur, a lui-même donné naissance aux *Oppelia* dont la carène est mousse. La bouche ressemble à celle des *Harpoceras*. Ce genre est commun dans l'oolite *(O. subradiata)*.

Les *Annulati* commencent avec le genre *Schlotheimia* du lias inférieur *(S. angulata)* où les côtes se réunissent sur la ligne médiane en formant un angle aigu. Le genre *Ægoceras (Æ. capricornu*, lias moyen) s'en rapproche et s'y rattache intimement. Les côtes droites et simples se continue sur la partie externe en s'aplatissant et en s'élargissant. Les genres *Parkinsonia (P. Parkinsoni*, oolite) et *Stephanoceras (S. Humphriesi*, oolite) sont dérivés des formes précédentes. Ils présentent sur les flancs une rangée de tubercules d'où partent des côtes qui passent sur le dos. — Aux Annulati du lias inférieur se

rattachent aussi les *Perisphinctes* de l'oolite et du jurassique supérieur, reconnaissables à leurs côtes qui se bifurquent sur le côté extérieur *(P. polyplocus)* (fig. 107), l'ouverture porte des oreillettes. De ce genre est sortie toute une série de formes du jurassique supérieur remarquables par les tubercules qui se développent sur les côtes. Il y a généralement une rangée de tubercules sur le côté ombilical et une autre sur le côté externe; ex.: *Aspidoceras perarmatum*.

FIG. 107. — *Perisphinctes polyplocus.*

Ammonites crétacées. — L'évolution des Ammonites continue dans la période crétacée et de nouveaux genres apparaissent. Ils appartiennent aux familles énumérées plus haut dans le jurassique.

Les *Amalthéidés* fournissent le genre *Schloenbachia* qui rappelle les *Cardioceras*. Il y a une carène, les côtes partent des tubercules saillants. Telle est la *Schloenbachia varians* du cénomanien, dont l'aspect extérieur change beaucoup; il y a des formes épaisses et d'autres minces. Dans ce genre, il peut arriver que les lobes ne soient pas divisés et la ligne suturale par sa simplicité rappelle les *Ceratites*. C'est ce qui se produit d'une manière encore plus frappante dans le genre *Buchiceras* du crétacé supérieur. Il y a ainsi retour à une forme primitive.

Les *Ægocératidés* fournissent au crétacé de nombreux genres; ainsi du genre *Haploceras* dérivent les genres *Desmoceras (D. difficile*, néocomien) et *Pachydiscus*. Dans ce dernier, la coquille qui peut atteindre un mètre

diamètre (*P. peramplus*, turanien supérieur) porte de fortes côtes se continuant sur le côté externe. Dans deux autres genres issus des *Perisphinctes*, la coquille porte de forts tubercules. Ce sont les genres *Hoplites* (*H. aurita* du gault) et *Acanthoceras*.

Dans celui-ci les côtes sont simples ou se divisent dès l'ombilic. Elles traversent la région ventrale et y présentent des tubercules (*Acanthoceras Rotomagense*, cénomanien).

Formes déroulées. — Aux Ammonites se rattachent beaucoup de formes déroulées, qui ont été réparties dans les diverses familles.

Dès l'oolite et l'oxfordien se trouvent des coquilles à tours non contigus, parfois se redressant en forme de baguettes, Neumayr les rattache au genre *Cosmoceras* de la famille des *Ægocératidés*, sous le nom d'*Ancyloceras* (*A. annulatum*).

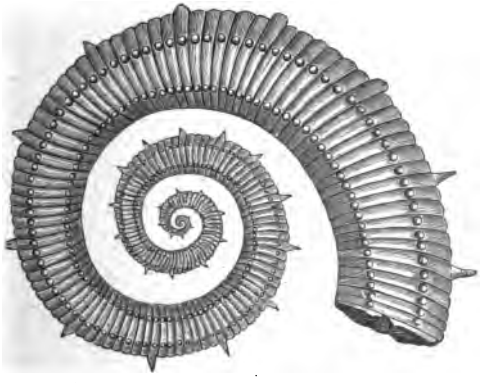


Fig. 108. — *Crioceras Emerici.*

C'est dans le crétacé que les formes déroulées deviennent nombreuses. On appelle *Crioceras* (fig. 108), les

formes déroulées dans un plan. Le dernier tour peut se redresser, puis se terminer en crochet. Ce genre *Crioceras* représenté par de nombreuses espèces du crétacé inférieur (*C. Duvali*, *C. Matheroni*, fig. 109) se rattache aux *Hoplites* et aux *Acanthoceras*.

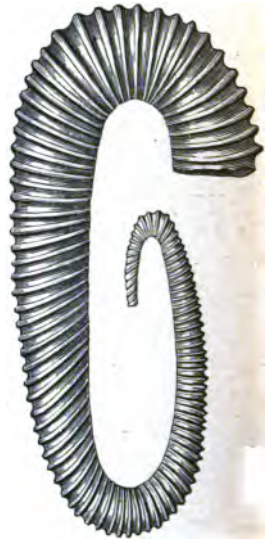


Fig. 109. — *Ancyloceras (Crioceras) Matheroni.* Fig. 110. — *Hamites rotundus.*

Les *Scaphites* (fig. 111) ont des tours embrassants formant un ombilic étroit ; le dernier tour seul quitte la spirale et se recourbe en crochet. Il y a un aptychus. Ce genre commun dans le crétacé supérieur (*S. æqualis* du cénomanien, *S. Rœmeri* du sénonien) se rattachent si aux Ammonites tuberculées du groupe des Acanthoceras, et en est une forme particulière de développement.

D'autres Ammonites déroulées se rattachent aux *I*

cératidés. Elles sont dérivées du genre *Lytoceras* qui se continue d'ailleurs jusque dans la craie *(L. Honorati)*. Chez les *Hamites* (fig. 110) la coquille présente simplement deux ou trois coudes *(H. attenuatus* du gault). Les

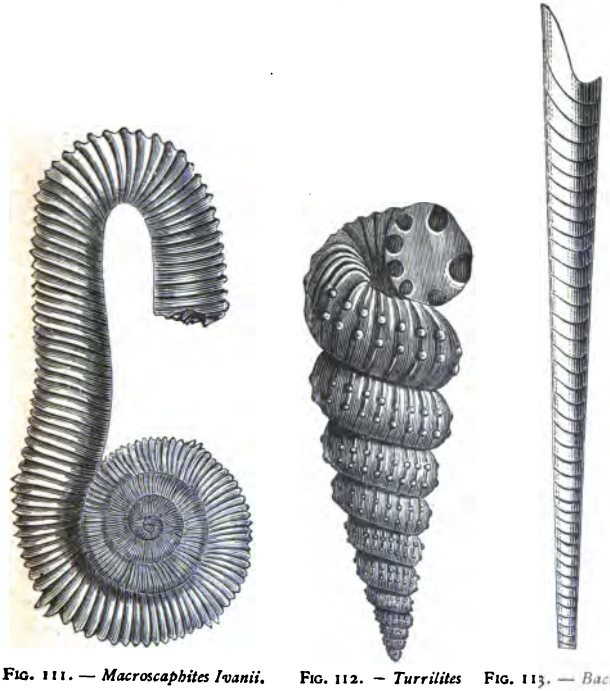


FIG. 111. — *Macroscaphites Ivanii.* FIG. 112. — *Turrilites catenatus.* FIG. 113. — *Baculites anceps.*

Macroscaphites par leur enroulement rappellent les Scaphites, mais l'ombilic est très large, et la ligne suturale ;t celle des *Lytoceras (Macr. Ivanii,* néocomien, fig. 111).

Chez les *Turrilites* (fig. 112) les tours sont dans des ans différents et la coquille rappelle la spirale d'un ,cargot (*T. costatus* du cénomanien, *T. polyplocus* du

sénonien supérieur). Enfin chez les *Baculites (B. anceps*, danien, fig. 113) la coquille absolument droite, un peu aplatie latéralement, ressemble à un bâton. Ils se rattachent aussi par leur suture avec six lobes et six selles aux *Lytoceras*.

On vient de voir que les Ammonites issues des *Goniatitidés* déploient dans le jurassique et le crétacé une richesse de formes extraordinaire; avec le crétacé supérieur, elles diminuent d'importance et finissent par disparaître. Les dernières Ammonites se trouvent, d'après des recherches récentes, dans le tertiaire de Californie. Dans l'éocène de l'Amérique du Nord se trouvent les derniers *Scaphites*.

Les Ammonées se continuent de nos jours par les Spirules, d'après M. Mulnier-Chalmas, et par les Argonautes d'après Suess et Steinmann.

III. DIBRANCHIAUX

Les Dibranchiaux actuels se divisent en deux sous-ordres basés sur le nombre des tentacules : les *Décapodes* qui ont dix tentacules et les *Octopodes* qui en ont huit. Les recherches paléontologiques ont établi la généalogie des Décapodes. Ils tirent leur origine des Bélemnitidés.

Belemnitidés. — Depuis longtemps on connaît l'existence, dans les terrains secondaires, de coquilles en forme de javelot, appelées pour cette raison *Belemnites* par Agricola au XVIe siècle.

La coquille quand elle est complète se compose des parties suivantes :

1° Une pièce pleine, allongée, terminée en pointe. C'est le *rostre* (fig. 114), partie qui le plus souvent est

seule conservée. Le rostre est constitué par des fibres

FIG. 114. — Rostre de Bélemnite avec fragment du phragmocône.

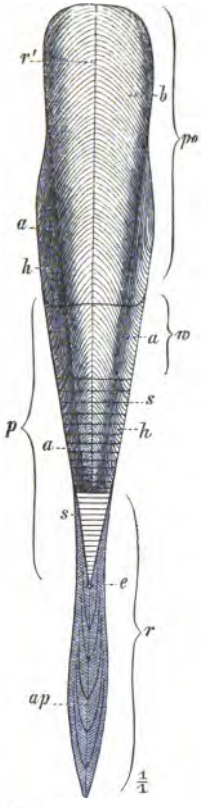


FIG. 115. — Belemnite complète : *r*, rostre ; *p*, phragmocône ; *po*, *proostracum*; *w*, chambre d'habitation ; *e*, loge initiale.

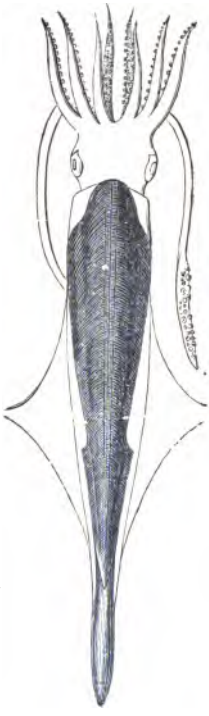


FIG. 116. — Restauration d'une Bélemnite.

c sposées autour d'un axe appelé *ligne apicale* s'étendant
j squ'à l'extrémité inférieure.

2° Un cône creux appelé *alvéole* ou *phragmocône* à pa-

roi interne nacrée et mince (fig. 115). Ce phragmocône est enveloppé par la partie supérieure du rostre qui est pourvue d'une cavité profonde. Ce phragmocône est formé d'une série de chambres séparées par des cloisons transversales convexes en dessous. Ces cloisons sont traversées par un siphon portant des contractions correspondant aux diverses cloisons. Par analogie avec les autres Céphalopodes le siphon indique le côté ventral. Le phragmocône se termine par une petite loge *(loge initiale* ou *ovisac)* globuleuse. Le siphon s'y termine par un *protosiphon* rattaché à la paroi par un ligament ou *prosiphon*. Le phragmocône est donc analogue à la série des loges aériennes des Spirules et les Bélemnites ne sont autre chose que les coquilles de Céphalopodes dibranchiaux.

3° Le phragmocône se prolonge supérieurement du côté dorsal par une expansion cornée très mince, rarement conservée. C'est le *prostracum* ou plume.

On a trouvé des empreintes très nettes de Belemnites dans lesquelles l'animal était conservé presque entier. Il faut citer surtout les Belemnites trouvées dans l'argile oxfordienne du Wiltshire en Angleterre et du Wurtemberg. On connaît des empreintes du genre *Belemnites* proprement dit, du genre *Belemnoteuthis* et d'autres genres voisins. Les restaurations faites par Mantell, Owen, Huxley, etc. (fig. 116), ont appris que l'animal possédait dix bras munis de griffes comme ceux de certains Calmars actuels. La coquille était cachée par le manteau. Il y avait une poche à encre placée un peu i-dessus du phragmocône. Les nageoires latérales que s animaux possèdent souvent indiquent qu'ils avaient u e natation rapide. Le phragmocône devait les soutc ir

dans leur natation comme une sorte de vessie natatoire; le rostre formait la partie postérieure du corps; il devait les empêcher de buter aux obstacles dans leur marche rétrograde.

Évolution des Belemnitidés. — Les Bélemnitidés ne se trouvent pas avant le trias. Ils dérivent probablement de certaines Goniatitidés à forme droite et à première cloison simple comme les *Bactrites*.

Dans le trias, les Bélemnitidés sont encore peu nombreux et sont représentés par les *Aulacoceras*; le rostre est relativement petit. Il en est de même chez les *Belemnoteuthis* qui apparaissent également au trias. Chez eux le rostre est réduit à un mince enduit calcaire déposé sur un phragmocône bien développé. Les *Aulacoceras* ont donné naissance aux *Belemnites* proprement dites où le rostre est plus ou moins développé, parfois très grand. Ces animaux débutent dans le lias inférieur et atteignent leur maximum dans le jurassique supérieur et le crétacé inférieur. Les espèces sont très nombreuses et présentent dans le rostre de grandes variations de forme d'après lesquelles on les distingue. Ainsi il peut y avoir de petits sillons à la pointe (*B. tripartitus*, du lias supérieur), ou un profond sillon ventral suivant tout le rostre (*B. canaliculatus*, jurassique moyen), ou bien le rostre peut s'élargir en arrière pour se terminer ensuite en pointe (*B. clavatus* du lias moyen et *B. hastatus*, fig. 117, de l'oxfordien). Certaines Belemnites crétacées sont arrondies (*B. conicus*, du néocomien); d'autres au contraire sont aplaties latéralement; telles sont les *B. latus* et *dilatatus* (fig. 118) dont on fait parfois un genre à part (*Duvalia*). Les Belemnites diminuent d'importance à la fin du crétacé inférieur et ne sont plus représentées dans le crétacé supé-

rieur que par le genre *Belemnitella*. Il est remarquable par un sillon ventral court formant une entaille à la partie supérieure du rostre. Celui-ci se termine par une petite pointe ou *mucron*. Ex. : la *Belemnitella mucronata*

Fig. 117. — *Belemnites clavatus*.

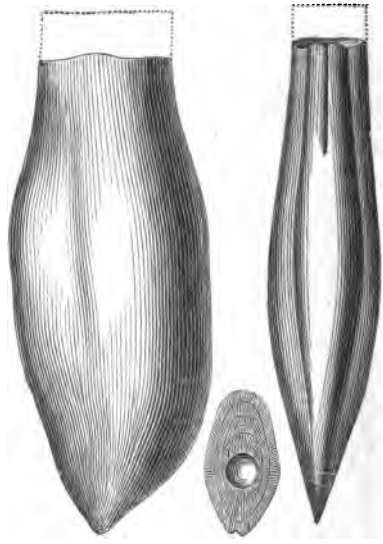


Fig. 118. — *Belemnites dilatatus*, face, profil et coupe.

(fig. 119) du sénonien supérieur. On voit sur le rostre des impressions vasculaires.

Les Belemnites ne sont plus représentées dans l'éocène que par quelques genres remarquables par leur rostre grêle, muni d'une très profonde alvéole où pénètre le phragmocône. Celui-ci occupe presque tout le rostre Tels sont les genres *Bayanoteuthis* et *Vasseuria*.

Spirulidés. — Ces genres forment le passage aux *Spirulidés*. Dans le genre *Vasseuria* le phragmocône est droit ou légèrement arqué. Il en est de même dans le *Belop-*

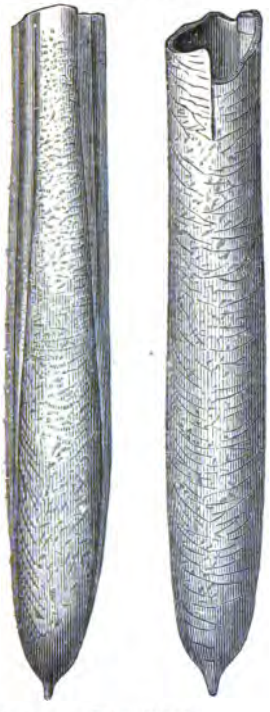


FIG. 119. — *Belemnitella mucronata.*

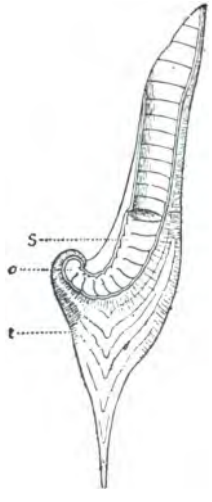


FIG. 120. — *Spirulirostra Bellardii* (d'apres M. Munier-Chalmas) : *o*, loge initiale, *s*, siphon; *r*, rostre.

tera du calcaire grossier où le rostre s'élargit en bas en forme d'aile. Dans le genre *Spirulirostra* (fig. 120) du miocène, le phragmocône s'enroule, mais il est protégé à sa partie inférieure par un rostre élargi. Enfin dans le genre *Spirula (S. Peroni)* la coquille se réduit à un phragmocône enroulé en spirale; il n'y a plus de rostre.

Sépiidés. — Les Seiches actuelles *(Sepia)* ont une coquille interne ovale, un peu allongée, qu'on peut comparer à un *proostracum*. A sa base se trouve un rostre extrêmement petit dans lequel s'enfonce un très petit phragmocône cloisonné dépourvu de siphon.

Le passage des Belemnitidés aux Sépiidés actuels nous ont fourni par le genre *Belosepia* de l'éocène *(B. Blainvillei*, éocène moyen de Paris). Le rostre assez accusé et arqué contient un phragmocône qui montre à la place du siphon un large entonnoir.

Chondrophores. — D'autres Décapodes actuels ont une coquile encore plus rudimentaire que les Seiches. Tels sont les Calmars *(Loligo)* et les Ommastrephes. La coquille interne ne présente plus de rostre ni de phragmocône; elle est allongée, transparente et sa consistance est celle de la corne; on lui donne le nom de *plume* et les Décapodes ainsi constitués s'appellent les *Chondrophores* par opposition aux Sépiidés et aux Spirulidés appelés *Phragmophores* à cause du phragmocône. La plume répond simplement au proostracum des Bélemnitidés.

Dès le lias on trouve des empreintes de Chondrophores dont la plume est composée de feuillets à la fois cornés et calcaires. Tels sont les *Beloteuthis* du lias supérieur de Wurtemberg, et les *Geoteuthis* trouvés en Souabe et en Angleterre. La poche à encre est conservée; la matière colorante en partie soluble dans l'alcool a même été utilisée par Buckland pour exécuter les figures des osselets fossiles qu'il avait découverts.

Les Chondrophores ont probablement tiré leur o gine des *Belemnoteuthidés* du trias et du jurassique d le proostracum est une mince feuille calcaire, tandis

le rostre de la coquille est réduit, ce qui les écarte des vrais *Bélemnitidés*.

Octopodes. — Les Octopodes sont représentés actuellement par les *Poulpes (Octopus, Eledone)* dont le corps en forme de bourse ne renferme pas d'osselet interne. Dès le jurassique supérieur on trouve des empreintes de ces formes munies de huit bras et privées de coquille. Tels sont les *Acanthoteuthis* et les *Cirrotheuthis* des schistes lithographiques, qui sont vraisemblablement les ancêtres des Poulpes actuels. Quant à leur origine, elle est inconnue et on en est réduit à des hypothèses.

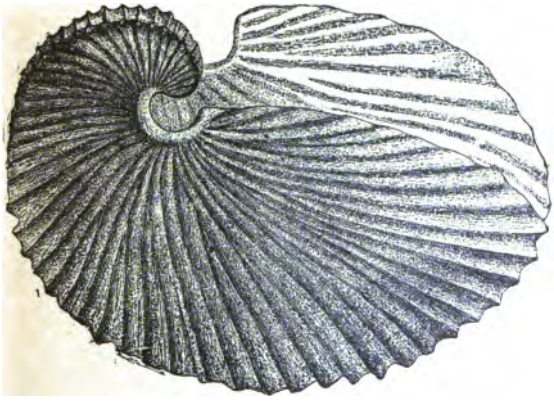


Fig. 121. — Coquille d'*Argonauta argo*.

Suivant Steinmann, les Octopodes ne sont autre chose que des Ammonées privées de leur coquille externe, et il regarde les Poulpes jurassiques comme dérivés des 'ératitidés.

Quant aux *Argonautes*, dont on sait que les femelles ossèdent une coquille spirale mince non cloisonnée ig. 12), Steinmann les regarde comme également issus

des Ammonées; il admet même à cause des côtes plissées et verruqueuses de leur coquille qu'ils tirent leur origine de diverses espèces de *Scaphites*.

Évolution des Céphalopodes. — En résumé, on doit admettre que les Céphalopodes ont débuté par des Tétrabranchiaux à coquille droite qui ont ensuite fourni des formes enroulées comme les Nautiles. Les Ammonées sont sorties de formes Nautiloïdes pourvues d'une capsule embryonnaire caduque *(Trocholites)*. C'est ainsi qu'ont pris naissance les Goniatitidés d'où sont sorties les autres Ammonées. Celles-ci, d'après Steinmann, seraient les formes-souches des Octopodes.

Les Belemnitidés dériveraient de certains Goniatitidés à formes droites et à première cloison simple, tels que les *Bactrites*. Tous les groupes de Décapodes : Spirulides, Sépiidés, Chondrophores auraient pour formes initiales les diverses divisions de Belemnitidés.

CHAPITRE X

LES ARTHROPODES

Crustacés. Trilobites. Principaux types de Trilobites. Gigantostracés. Rapports avec les Limules actuels. Affinités des Trilobites. Crustacés secondaires et tertiaires. Rapports avec les espèces actuelles des profondeurs. Evolution des Crustacés. Arachnides. Insectes. Premières traces d'Insectes dans le Silurien. Insectes carbonifères. Insectes de l'époque secondaire. Insectes tertiaires Relations des Insectes et des plantes fossiles. Evolution des Insectes Myriapodes.

Crustacés. — *Trilobites* — Les Arthropodes actuels se divisent en quatre classes : les Crustacés, les Arachnides, les Insectes et les Myriapodes. Les quatre classes se trouvent représentées dans les temps géologiques et celle

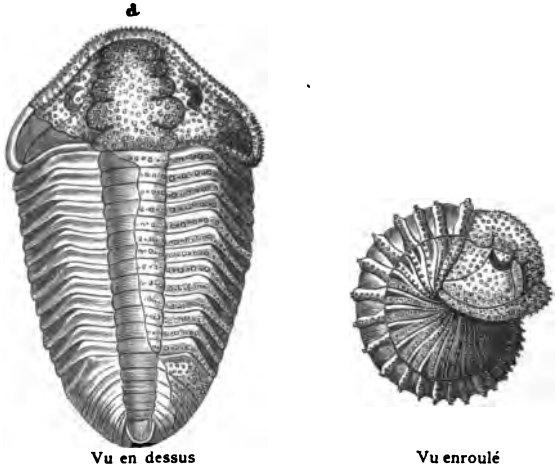
qui se développe d'abord est la classe des Arthropodes aquatiques ou Crustacés.

Les Crustacés apparaissent, avec une multitude de formes, dès le commencement de l'époque primaire ; et leurs différents types se rangent presque tous dans l'ordre des Trilobites, qui ne survit pas à la fin des temps primaires. Il se montre avec le cambrien pour disparaître avec le permien.

L'organisation des Trilobites est très remarquable. Le corps se divise en trois lobes aussi bien dans le sens longitudinal que dans le sens transversal (fig. 122); c'est ce qui leur a valu leur nom (animaux à trois lobes). Les trois lobes transversaux sont : la *tête*, le *thorax* divisé en anneaux plus ou moins nombreux, et l'*abdomen* ou *pygidium*. La tête présente une partie renflée, la *glabelle* et deux parties latérales ou *joues* qui se terminent souvent par deux longues pointes, les *pointes génales*. Les anneaux du thorax présentent des appendices appelés *plèvres*. C'est à cause de ces plèvres que le corps présente trois lobes dans le sens de la longueur. — On voit souvent sur la tête, à l'endroit où les joues se rattachent à la glabelle, les empreintes de deux yeux très nets. Ce sont des yeux à facettes comme ceux des Arthropodes actuels, et le nombre des facettes peut être très considérable. Dans certains genres, il peut n'y avoir que quelques facettes, tandis que chez d'autres, comme les *Remopleurides*, il y en a jusqu'à quinze mille. Certaines espèces sont privées d'yeux et on les regarde comme ;ant vécu dans les grandes profondeurs de la mer, ainsi :s *Trinucleus*. On a même observé chez les Trilobites, es exemples de régression correspondant sans doute des changements dans les conditions d'existence; ainsi

le *Trinucleus Bucklandi* a, pendant sa jeunesse, des yeux qui disparaissent à l'âge adulte, comme on a pu le constater sur des individus de différentes tailles.

Les empreintes de Trilobites sur les roches ne montrent généralement que la face supérieure de l'animal; de plus, beaucoup d'individus sont enroulés à la manière des Cloportes actuels. Il en est résulté que pendant longtemps on n'a pas connu la face inférieure et par



Vu en dessus Vu enroulé

FIG. 122. — *Calymene Blumenbachi.*

suite les membres. Des savants américains, entre autres Walcott, ont été assez heureux pour découvrir, en faisant des coupes à travers le corps de ces animaux, les membres jusqu'alors inconnus. Les Trilolites avaient des pattes-mâchoires articulées, ils avaient en outre des pattes locomotrices également articulées et divisées chacune en deux branches. Entre les pattes et les plèvres, il y a même des filaments souvent enroulés, qui ont dû être des branchies.

Principaux types de Trilobites.—Les Trilobites comptent environ dix-sept mille espèces réparties en cent-quarante genres dont plusieurs sont particulièrement importants.

Le type le plus inférieur est le genre *Agnostus* dans lequel la tête et le pygidium se ressemblent beaucoup et où il n'y a que deux segments au thorax.

Le genre *Paradoxides*, au contraire, compte beaucoup d'anneaux au thorax, les pointes génales sont longues et le pygidium est petit. Ce genre, comme les précédents, se trouve dans le cambrien et caractérise cette *faune primordiale* décrite par Barrande, en Bohême, et retrouvée tout récemment (1888) par M. Bergeron, en France, dans la Montagne-Noire.

Un autre genre de la faune primordiale est le *Conocephalites* dont la glabelle est en forme de cône et dont les plèvres sont arrondies.

Les deux genres précédents sont remarquables par leurs plèvres présentant en leur milieu un sillon. La même disposition des plèvres se trouve chez les *Trinucleus* et les *Calymene*. Les *Trinucleus* (fig. 123) ont une tête très développée, la glabelle et les joues sont arrondies comme des noix (d'où le nom de Trinucleus), les pointes génales sont très grandes. Les *Calymene* (fig. 122) qu'on trouve en grand nombre dans les schistes d'Angers, ont un corps allongé, treize segments au thorax; leurs anneaux sont très mobiles les uns sur les autres, de sorte que souvent on trouve ces animaux enroulés en boule.

Chez certaines formes, les plèvres au lieu de présenter n sillon, montrent sur leur ligne médiane un bourelet. Parmi ces formes à plèvres à bourrelets, l'une des plus remarquables est le genre *Acidaspis;* le corps se prolonge par de grandes épines.

Fait remarquable, on a pu suivre, en étudiant des individus de divers âges, toute la série de métamorphoses subies par une même espèce de Trilobite depuis la sortie de l'œuf. Le nombre des anneaux s'accroît progressivement et l'ornementation change. C'est ce qui a lieu pour la *Sao hirsuta* étudiée par Barrande (fig. 124). On a pu

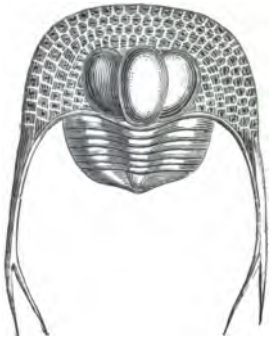


FIG. 123. — *Trinucleus Pongerardi.*

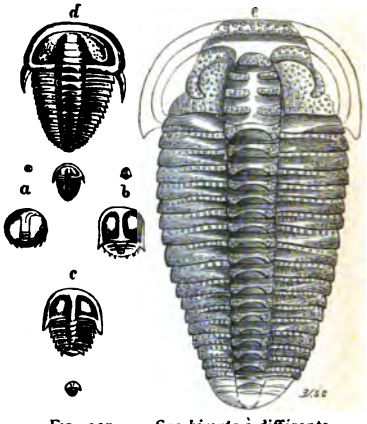


FIG. 125. — *Sao hirsuta* à différents stades de développement.

même se servir de ces métamorphoses pour retrouver les phases de l'évolution de certains genres. Ainsi, d'après Ford, les formes jeunes d'*Olenellus* ressemblent aux *Paradoxides*, et le Paradoxide serait le type ancestral de l'*Olenellus*, si, comme on l'admet, les formes jeunes d'une espèce reproduisent les diverses phases de l'évolution de cette espèce.

Gigantostracés. — Rapports aves les Limules actuels. — Dans le silurien et le dévonien on trouve des Cru tacés très remarquables à la fois par leur organisation leur grande taille. On en a fait le groupe des *Gigant stracés*.

L'un d'eux, le *Pterygotus anglicus* (fig. 125) avait jusqu'à 1m,80 de long. Comme chez les Limules actuels ou Crabes des Moluques les membres sont réunis autour de la bouche et présentent des épines servant à broyer les aliments. Le corps se termine par une large rame, qui remplace l'aiguillon caudal des Limules (fig. 126).

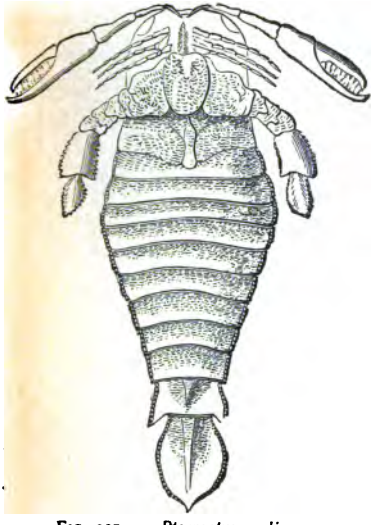


Fig. 125. — *Pterygotus anglicus.*

Fig. 126. — Limule vu en dessous

L'*Eurypterus* au contraire présente ce glaive des Limules. La grande différence des Gigantostracés et des Limules ›nsiste en ce que chez les premiers il y a un abdomen ıobile composé de six segments, tandis que chez les ɛconds l'abdomen est représenté seulement par l'ai-ıillon terminal; mais il existe de véritables Limules

(Hemiaspis) paléozoïques à abdomen segmenté; les Limules constitués comme ceux d'aujourd'hui n'apparaissent qu'à l'époque secondaire. On voit donc que les Limules et les Gigantostracés sont étroitement alliés.

Affinités des Trilobites. — Il est plus difficile de trouver la véritable place des Trilobites dans la classification. On les a souvent rapprochés des Isopodes, qui ont aussi de nombreux segments, peuvent se rouler en boule (ex.: le Cloporte), ont des pattes abdominales aussi bien que thoraciques, ce qui est le cas des Trilobites; mais le nombre des segments est constant chez les Isopodes, il ne l'est pas chez les Trilobites. Burmeister rapprochait les Trilobites des Phyllopodes actuels, car le bouclier céphalique de l'Apus ressemble beaucoup à la tête des Trilobites. Mais Dohrn, en 1871, a montré que quand le Limule sort de l'œuf, il est nettement trilobé suivant la longueur et se compose de neuf segments libres et mobiles. Il y a, en outre, un grand bouclier céphalique divisé par deux sillons en une glabelle et deux joues. En un mot il rappelle absolument les Trilobites. Ce stade du développement a été nommé par Dohrn le « stade trilobitique ». Les rapports de parenté des Trilobites avec les Limules sont donc indiscutables et les derniers représentent dans le monde animal actuel les Crustacés primitifs.

Crustacés secondaires et tertiaires. — Les Crustacés secondaires et tertiaires ont les plus grandes analogies avec les Crustacés actuels et appartiennent à des groupes très bien représentés aujourd'hui.

On trouve comme on l'a déjà vu des Limules dans s terrains secondaires, et en particulier de belles emprein s à Solenhofen; il y en a aussi dans la craie et le tertiai .

Les plus importants des Crustacés secondaires et tertiaires appartiennent à l'ordre des Décapodes, c'est-à-dire possédant dix pattes ambulatoires. Ce grand ordre comprend deux subdivisions principales : les *Macroures* et les *Brachyures*. Les Macroures sont ceux qui ont un long abdomen, comme l'Écrevisse, la Langouste. Les Brachyures sont les Crabes; leur abdomen très petit se recourbe et se dissimule sous un grand céphalothorax. Au point de vue de l'évolution des formes les Macroures sont moins différenciés que les Brachyures et par leur corps allongé se rapprochent davantage des Crustacés inférieurs. La paléontologie conduit aux mêmes conclusions. Les Macroures apparaissent les premiers; il y en a déjà quelques-uns dans les formations primaires, ainsi le *Palæopaloemon* dans le dévonien, l'*Anthracopaloemon* dans le houiller. Ils prennent un très grand développement dans le trias, le jurassique et les schistes lithographiques de Solenhofen; ceux de Cirin dans le département de l'Ain en fournissent de nombreuses espèces. Parmi les plus remarquables se trouvent le genre *Pemphix* (fig. 127).

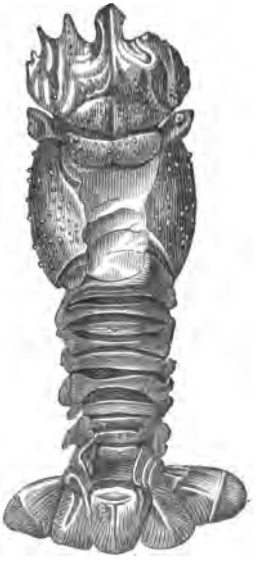


FIG. 127. — *Pemphix Seuerii.*

Les Macroures d'eau douce n'apparaissent qu'à la fin u tertiaire; ils paraissent avoir émigré de l'eau de mer ans l'eau douce. Telles sont l'Écrevisse *(Astacus)* et *Homelys* sorte de Salicoque d'Œningen.

On trouve dans les couches jurassiques et notamment à Solenhofen un genre remarquable : les *Eryons* à céphalothorax large et à abdomen raccourci qui forment un passage des Macroures aux Brachyures.

Avec le crétacé supérieur apparaissent les Crabes; ils se continuent à travers le tertiaire et dans le pliocène, dernière division du tertiaire, se trouvent des espèces encore actuellement vivantes.

Rapport avec les espèces actuelles des grandes profondeurs. — Certaines formes qu'on croyait disparues depuis l'époque secondaire se retrouvent dans les grands fonds de l'Océan. Les sondages faits par les expéditions du *Porcupine*, du *Challenger*, du *Talisman*, nous ont rendu les antiques *Eryons* si abondants à l'époque jurassique. Ils sont représentés avec leur large céphalothorax si caractéristique par les *Pentacheles*, les *Polycheles*, les *Willemœsia*. Beaucoup de ces espèces sont aveugles par suite de l'adaptation au milieu tandis que les *Eryons* ont des yeux.

Évolution des Crustacés. — Les divers groupes de Crustacés se montrent dès les temps primaires, et les Trilobites ne sont pas seuls à se montrer dans le cambrien et le silurien. On ne peut donc pas les regarder comme la forme primitive des Crustacés. La souche primitive de cette classe est donc inconnue. Il est toutefois naturel d'admettre que les Trilobites, les Eurypterides, les Phyllopodes, les Isopodes ont des ancêtres communs à partir desquels ils ont évolué séparément. C'est la seule hypothèse permettant d'expliquer les a ı-logies de ces différents groupes.

Des Eurypterides sont sortis les Limules. Quant : x Décapodes qui ont leurs premiers représentants à l'é ⊢

que dévonienne, on ne peut que difficilement les rattacher aux Crustacés inférieurs.

Arachnides. — Le groupe d'Arachnides le plus ancien est celui des *Scorpions*. Ces animaux sont probablement sortis des Gigantostracés, car ils présentent dans leur organisation des analogies incontestables avec les Limules. Ils sont abondants dans le houiller et y présentent déjà leurs caractères actuels. En 1884 et 1885, on les a même trouvés simultanément dans le silurien supérieur, de l'île de Gothland, d'Écosse et en Amérique. Celui de l'île de Gothland, décrit par MM. Thorell et Lindström, est particulièrement remarquable par sa conservation. On l'a appelé *Palæophonus nuncius*. Les pinces sont puissantes ; il y a un dard venimeux comme chez les Scorpions actuels. On a même reconnu les stigmates de l'animal, ce qui prouve que sa respiration était bien aérienne. Le type Scorpion est donc un type très ancien qui s'est conservé jusqu'à nos jours sans modification notable.

Les Araignées sont beaucoup moins anciennes. On en trouve des empreintes dans les couches tertiaires d'eau douce d'Aix en Provence, d'Œningen en Suisse, de Radoboj en Croatie, et surtout dans l'ambre jaune. Cette résine, aujourd'hui solide, qui provient d'arbres de la famille des Conifères, a englué, alors qu'elle était encore liquide, des Araignées et des Insectes. Ces animaux, préservés du contact de l'air, se présentent actuellement encore dans un état parfait de conservation. Toutes les familles, tous les genres presque, actuellement vivants, se rencontrent ainsi à l'état fossile, en particulier le genre *Epéire*, qui est si répandu.

Dans les époques prétertiaires, on ne trouve qu'un

seul genre ; c'est la *Protolycosa anthracophila* des schistes houillers de Silésie, qui se distingue des Araignées tertiaires et actuelles par un abdomen segmenté.

Insectes. — Premières traces d'Insectes dans le silurien. — Les Insectes remontent à une très haute antiquité géologique. On en trouve des traces jusque dans le silurien. Ainsi dans le silurien moyen de Jurques (Calvados), on a découvert l'empreinte d'une aile d'Insecte. Cet animal et le Scorpion provenant du silurien supérieur de Gothland sont les deux articulés aériens les plus anciens. La disposition des nervures rapproche l'Insecte de Jurques des Orthoptères, M. Brongniart le rapproche des Blattes et l'a appelé *Palocoblattina Douvillei*.

Viennent ensuite les empreintes d'ailes trouvées par M. Scudder dans le dévonien du Nouveau-Brunswick. Elles rappellent les ailes des Névroptères, et en particulier des Éphémères. Tel est le *Platephemera antiqua* relativement gigantesque, car il devait avoir vingt centimètres d'envergure. Tel est encore l'*Homothetus fossilis* qui semble avoir été un intermédiaire entre les Libellules et les Éphémères actuels.

Insectes carbonifères. — Les Insectes deviennent plus nombreux dans le carbonifère et sont remarquables par leur grande taille. Ils appartiennent presque tous aux ordres des Névroptères et des Orthoptères ou plutôt ils rappellent à la fois ces deux ordres. Les couches houillères de Commentry ont fourni à M. Ch. Brongniart de nombreux débris ; entre autres ils lui ont permis de reconstituer une espèce : le *Protophasma Dumasii* qui rappelle les Phasmes. Une espèce, voisine également de Commentry, est le *Titanophasma Fayoli* qui devait avoir vingt-cinq centimètres de long. Chez ces deux espèces, les

ailes sont celles des Névroptères et le corps rappelle les Orthoptères.

Le houiller d'Europe et d'Amérique renferme aussi beaucoup d'Insectes rappelant par leurs ailes les Blattes, ce sont les *Blattina*.

L'*Eugereon* est un type collectif trouvé par Dohrn dans le permien. Il rattache entre eux les deux ordres des Nevroptères et des Hémiptères ; ses ailes, au nombre de quatre, et membraneuses, sont des ailes de Libellules, tandis que les pièces buccales en forme de lancette forment une trompe analogue à celle des Hémiptères. Ce genre remarquable provient de Birkenfeld et de Bohême.

Tous les Insectes, que nous venons d'énumérer, ont des caractères communs. Ils se rapprochent des Orthoptères et des Névroptères, sans toutefois appartenir réellement à l'un ou à l'autre de ces ordres. Ce sont des types collectifs d'où sont sortis, plus tard, à l'époque mésozoïque, les ordres encore actuellement vivants. Ces précurseurs ont été réunis avec un groupe spécial, celui des *Palæodictyoptères*.

Insectes de l'époque secondaire. — En même temps que les plantes, se développent à l'époque secondaire beaucoup d'Insectes. Les Orthoptères, les Névroptères, les Hémiptères sont particulièrement nombreux. On réunit ces trois ordres sous le nom de *Heterometabola*.

Citons d'abord les Orthoptères. On trouve dès le lias les premiers Perce-Oreilles *(Baseopsis)*. Ils existent dans ;s marnes de Schambelen (Argovie) où Heer a recueilli ent quarante-trois espèces d'Insectes; les mêmes mar- ıes ont livré des Blattes, et ce groupe a peu changé ı epuis l'époque du lias. Les marnes de Schambelen

contiennent aussi des débris d'*Æschna*, Névroptères voisins des Libellules et encore actuellement vivants.

Les schistes lithographiques de Solenhofen ont fourni des *Ephémères*, des *Libellules* très bien conservés, et un certain nombre d'Hémiptères, comme de véritables *Cigales*, des *Nèpes* et d'autres Punaises d'eau voisines des *Belostomes* actuelles : le *Scarabœides deperditus*, d'abord rapporté aux Coléoptères.

Ceux-ci se montrent dès le trias. Ainsi, à Vaduze, on trouve des Charançons *(Curculionites prodromus)*; il y en a surtout à Schambelen dans le lias. Dans la même localité, on trouve des *Buprestes*, Coléoptères dont les larves vivent enfermées dans le bois, des *Lampyres* ou Vers Luisants, des *Gyrins (Gyrinites)*, analogues à ceux qui, à l'époque actuelle, glissent en tournoyant sur l'eau, des Hydrophiles *(Hydrophilites)* et des *Carabes (Carabites)*, Coléoptères carnassiers.

Non seulement on trouve à l'époque secondaire des Insectes à l'état adulte, mais aussi des larves, ce qui montre que déjà, à cette époque reculée, les Insectes possédaient des métamorphoses. La plus ancienne larve jusqu'à présent connue est celle d'un Névroptère *(Mormolucoïdes articulatus)*. Elle est très commune dans le grès rouge triasique du Connecticut.

Insectes tertiaires. — Dans les temps tertiaires apparaissent des ordres d'Insectes jusqu'alors inconnus, les *Hyménoptères*, les *Lépidoptères*, les *Diptères*, réunis sous le nom de *Metabola*. Ils sont très abondants dans les dépôts d'eau douce comme le gypse d'Aix en Proven les marnes miocènes d'Œningen en Suisse, si bien é diées par Heer, et aussi l'ambre des côtes de Pru (fig. 128).

Les Hyménoptères sont souvent considérés comme remontant à l'époque secondaire, mais en réalité les empreintes provenant des schistes lithographiques sont très douteuses. Les Hyménoptères à tarière sont représentés dans l'ambre par des *Cynips*. On a trouvé aussi dans certaines localités, comme à Florissant, des galles.

Les *Ichneumons* se trouvent à Œningen. On rencontre dans les dépôts tertiaires tous les genres d'Hyménoptères à aiguillon. Ainsi les *Fourmis* sont extrêmement nombreuses et on en a décrit plus de cent espèces.

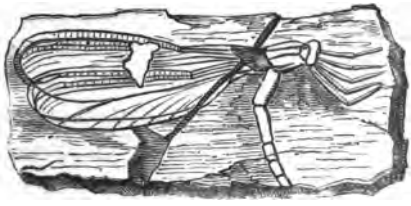


FIG. 128. — *Agrion ligea* (Névroptère fossile tertiaire).

A la surface des feuillets marneux d'Œningen, on trouve rassemblés un grand nombre d'individus, ce qui démontre que, dès le miocène, les Fourmis avaient des habitudes sociales. On a rencontré en particulier sur une même plaque une grande quantité d'ailes de Fourmis; les Fourmis ailées pendant la saison chaude s'envolent en foule pour aller s'accoupler dans les airs, meurent après s'être dépouillées de leurs ailes et tombent au milieu des lacs. Les *Guêpes (Vespa, Polistes)* se rencontrent dans les dépôts d'eau douce, de même les *Abeilles* et les *Bourms (Apis, Osmia, Bombus)* se trouvent dans l'ambre et Œningen, Radoboj en Croatie, etc.

Les *Lépidoptères* ou Papillons sont assez rares dans les dépôts tertiaires, mais leur présence y est cependant in-

discutable. L'une des localités les plus riches sous ce rapport est Aix-en-Provence. C'est là que M. de Saporta trouva le premier Papillon fossile connu; on l'a rangé parmi les Satyrides sous le nom de *Neorinopsis sepulta*. A Œningen on a trouvé des *Bombyx;* dans l'ambre, un certain nombre de *Mites*.

Les *Diptères* sont relativement nombreux. Ainsi dans l'ambre il y a un assez grand nombre de Mouches *(Musca)* et également des Cousins *(Culex)*. Les Taons sont rares.

Une roche calcaire contenant beaucoup d'insectes est le travertin de Sézanne. En moulant avec de l'albâtre finement broyé les cavités nombreuses de ce calcaire, M. Munier-Chalmas a reconstitué une faune et une flore inconnues, des plantes avec leurs fleurs, leurs fruits, leurs graines, des Coléoptères, des Hémiptères, des Diptères, dont les détails les plus délicats sont conservés : trompe, pattes, balanciers.

Un autre calcaire fournissant beaucoup de traces d'Insectes est le calcaire d'eau douce d'Auvergne appelé calcaire à phryganes ou à indusies. Il est formé des étuis tubuleux que se construisent les larves de certains Névroptères, les Phryganes, au moyen de petits fragments cimentés ensemble.

Relations des Insectes et des plantes fossiles. — On sait combien sont étroits, dans la nature actuelle, les liens qui unissent les Insectes et les végétaux. Bien souvent une espèce d'Insecte ne se trouve que sur une plante déterminée. Il n'est donc pas étonnant que les Hyménoptères, les Lépidoptères, beaucoup de Coléoptères n'apparaissent qu'avec les plantes à fleurs, lesquelles ne commencent à se développer qu'au milieu du crétacé.

Heer a cherché à établir les rapports qui existaient à l'époque tertiaire entre le monde des Insectes et celui des plantes et il est arrivé à présumer le genre de vie de certains Insectes tertiaires. Ainsi un Coléoptère d'Œningen : le *Rhynchites silenus* aurait vécu sur une Vigne, le *Vitis teutonica;* un autre Coléoptère, la *Chrysomela Calami* aurait vécu sur un Roseau : le *Phragmites œningensis;* un Puceron, le *Pemphigus bursifer* également d'Œningen, aurait passé son existence sur le *Populus latior*, etc.

Évolution des Insectes. — Les données recueillies sur les Insectes fossiles ont permis d'esquisser leur arbre généalogique. Les Insectes ont débuté par les *Palæodictyoptères* d'où sont sortis les *Névroptères* et les *Orthoptères*. Un rameau des Orthoptères aurait donné naissance aux *Coléoptères* et les *Hyménoptères* seraient issus des *Névroptères*, il en serait de même des *Hémiptères*. Quant aux *Lépidoptères* ils proviendraient des *Phryganides* dont on trouve déjà quelques traces dans les terrains secondaires. Les *Diptères* proviendraient des *Hémiptères* par atrophie des ailes postérieures. Telle est l'idée que se fait en particulier Hœckel de l'évolution des Insectes, idée que les découvertes futures auront peut-être à modifier.

Myriapodes. — Les Myriapodes débutent dans les terrains paléozoïques par des formes remarquables.

Dès le dévonien on rencontre un genre l'*Archidesmus*, où les côtés du corps sont élargis en forme de feuilles. Dans le carbonifère on trouve de très grandes espèces. Ainsi dans le houiller de l'Illinois, M. Scudder a signalé un Myriapode gigantesque d'un pied de long : l'*Acantherpestes major*. Chaque anneau porte une paire de longues pattes; en outre le corps est couvert de longues épines

bifurquées. Outre les stigmates, la face ventrale présente d'autres ouvertures, en forme d'entonnoir, qu'on regarde comme des ouvertures branchiales. D'après M. Scudder, cet animal devait pouvoir nager à l'aide de ses membres foliacés.

Une autre espèce également munie de piquants est l'*Euphoberia armigera*. Ici les épines n'ont qu'une seule pointe.

Dans le houiller de l'Illinois se trouve encore un autre Myriapode n'ayant également qu'une paire de pattes par anneau. C'est le *Palæocampa anthrax* qui a 3 ou 4 centimètres de long. Il est remarquable par de grands tubercules disposés sur sa face supérieure en séries longitudinales et portant des touffes de longues aiguilles. Cette disposition l'a même fait prendre d'abord pour une chenille.

Des formes plus voisines des Millepattes actuels sont les *Archiulus* et les *Xylobius* recueillis à la Nouvelle-Écosse dans les troncs de Sigillaires, où ils allaient sans doute chercher leur nourriture et un abri.

Les *Iules* et les *Scolopendres* qui vivent encore aujourd'hui se rencontrent déjà en assez grand nombre dans l'ambre et dans le gypse d'Aix. Ces formes remontent donc à l'époque tertiaire. Heer a même trouvé un Iule *(Iulopsis cretacea)* dans le crétacé du Groënland. Les Iules ont, comme on sait, deux paires de pattes par anneau, tandis que les Scolopendres n'en ont qu'une.

Les Myriapodes sont comme on le voit très anciens et leurs types primitifs comme l'*Acantherpestes major* sc probablement sortis de formes aquatiques étroiteme alliées aux Crustacés primitifs.

CHAPITRE XI

LES VERTÉBRÉS

POISSONS

oissons paléozoïques : 1° Sélaciens, 2° Ganoïdes, 3° Dipnoïques, 4° Placodermes. Origine et affinités des Poissons paléozoïques. Evolution des Sélaciens. Evolution des Ganoïdes. Poissons osseux.

1° *Sélaciens.* — Les Poissons ont apparu dès le début des temps primaires. Ils ont débuté par des formes à squelette cartilagineux. A l'époque actuelle les Poissons cartilagineux abstraction faite des Cyclostomes qui ne sont pas représentés à l'état fossile, comprennent les Squales, les Raies et les Chimères, réunis sous le nom de *Sélaciens.* Ce groupe remonte jusqu'au silurien supérieur, car on trouve des dents et des piquants semblables à ceux des Squales actuels. Les épines des nageoires dites *Ichthyodorulites*, et de grandes dimensions sont souvent les seuls restes des Sélaciens. On rapporte celles du silurien supérieur à un genre disparu le genre *Onchus;* celles du dévonien sont rapportées au genre *Ctenacanthus*. Dans le carbonifère les Sélaciens deviennent abondants et sont représentés surtout par des dents. Tels sont les *Cladodus* dont les dents à base large sont surmontées de plusieurs pointes longues et acérées. On les rapproche des Squales.

Dans le carbonifère et surtout dans le permien on trouve des formes cartilagineuses très bien conservées, qui devaient habiter les eaux douces ou saumâtres, d'après la nature générale des dépôts où on les constate. Ces formes sont réunies sous le nom de *Pleuracanthus*

ou de *Prosélaciens*. Leurs affinités avec les Sélaciens sont évidentes. La tête est tout à fait analogue; les dents à base large présentent des pointes aiguës comme celles des *Cladodus*. Derrière la tête se trouve une longue Ichthyodorulite dentelée. Les nageoires paires sont couvertes de petites écailles tandis que le reste du corps paraît avoir été nu. D'autre part la structure des *Pleuracanthus* présente beaucoup de caractères primitifs : la corde dorsale était absolument cartilagineuse et non articulée; il n'y avait pas de centres vertébraux. On trouve des arcs neuraux complètement séparés, et d'autre part des arcs hémaux portant des côtes. La queue est diphycerque, c'est-à-dire que la corde dorsale s'y termine en pointe et que cette queue ne présente pas de lobes distincts. C'est aussi, comme l'absence de centres vertébraux et la persistance de la corde dorsale un caractère embryonnaire. Il est probable que les *Prosélaciens* représentent la souche d'où sont sortis les vrais Sélaciens et que les *Cladodus* constituent une forme de passage entre les deux groupes.

2° *Ganoïdes*. — Avec les Sélaciens on trouve dans les couches paléozoïques et en particulier dans le dévonien de nombreux Poissons qui ont été désignés par Agassiz sous le nom de *Ganoïdes*. Ils sont caractérisés surtout par la nature de leurs écailles, qui sont osseuses, le plus souvent rhomboïdales, et couvertes d'une couche d'émail. Ces écailles brillantes sont tout à fait particulières et servirent à Agassiz à délimiter le groupe des Ganoïdes. Il fut conduit à diviser les Poissons en quatre divisio d'après la nature des écailles : les *Placoïdes* correspo dant aux Sélaciens, dont les écailles sont de simples p tits grains osseux ou des plaques munies d'appendic

épineux, les *Ganoïdes*, les *Cténoïdes* à écailles non émaillées et pectinées sur le bord, enfin les *Cycloïdes* à écailles circulaires dont le bord est entier (fig. 129).

Les Ganoïdes ont aussi le plus souvent des écailles en forme de chevrons *(Fulcres)* placés sur le bord supérieur des nageoires, sur la nageoire caudale surtout. Le squelette est osseux ou cartilagineux. L'un des rares Ganoïdes actuels, l'Esturgeon a un squelette cartilagineux et des écussons osseux sur le corps disposés en plusieurs rangées. La queue des Ganoïdes est *hétérocerque*, c'est-à-dire partagée en deux lobes inégaux; dans le lobe supérieur qui est le plus grand se continue la colonne vertébrale (fig. 130).

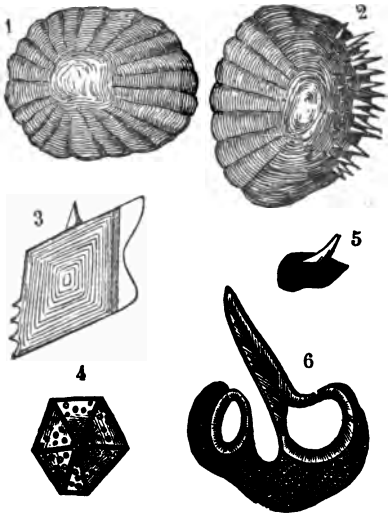


Fig. 129. — Ecailles de Poissons : 1, écaille cycloïde ; 2, écaille éténoïde ; 3, écaille ganoïde ; 4, écaille en plaque ; 5, écaille en boucle ; 6, coupe de la même, grossie.

L'hétérocercie, qui existe chez les Ganoïdes et les Sélaciens, est, comme le montre l'étude du développement des Poissons, un caractère embryonnaire. Chez les Téléostéens, Poissons les plus parfaits, on a pu constater que la queue d'abord diphycerque, comme celle des Pleuracanthus, devient ensuite hétérocerque; enfin elle se divise en deux lobes égaux, des rayons osseux se

développent et au moins en apparence elle devient symétrique *(homocerque)*.

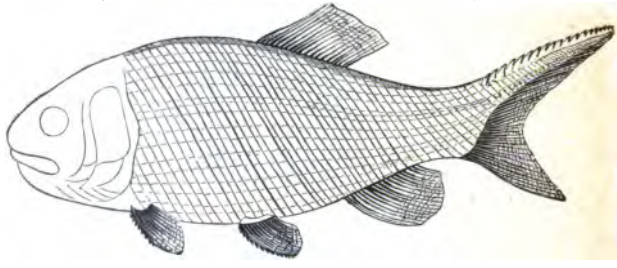


Fig. 130. — Poisson hétérocerque (Ganoïde).

Les Ganoïdes sont extrêmement nombreux pendant la période primaire. Ils diffèrent les uns des autres par la disposition de la queue, la forme des nageoires ou celle des dents.

Certains ont la queue diphycerque et des écailles arrondies *(Ganoïdes cyclifères)*, ex. : *Holoptychus*, *Rhizodus*, d'autres ont des écailles rhomboïdales *(Ganoïdes rhombifères)*, ex. : *Osteolepis*. Tous ces types sont sur-

Fig. 131. — *Palæoniscus Freislebeni.*

tout communs dans le dévonien. Il y en a de très grandes dimensions, comme le *Megalichthys*, voisin de l'*Osteolepis* et dont la tête seule dépasse un pied de long.

D'autres sont très nettement hétérocerques, leurs dents sont petites, disposées en brosse; les écailles sont losangiques. Tels sont les *Palæoniscus (P. Blainvillei, P. Freislebeni* (fig. 131), très communs dans le carbonifère et le permien.

Certains Ganoïdes forment le passage des Ganoïdes typiques aux Sélaciens. On en a fait la familles des *Acanthodidés (Acanthodes, Diplacanthus)*. La queue est fortement hétérocerque, le corps est couvert de petites écailles rhomboïdales émaillées, mais qui ne se recouvrent pas naturellement et qui donnent à la peau l'aspect du chagrin. Il y a, en outre, comme chez les Sélaciens, de forts piquants en avant des nageoires. Cette famille commence au dévonien et se continue jusqu'au permien.

Les Ganoïdes ont un squelette généralement très peu ossifié; chez beaucoup, les centres vertébraux n'existent pas; chez d'autres (ex. : *Pygopterus)*, ils sont rudimentaires; chez quelques-uns seulement, comme *Tristichopterus, Megalichthys,* les vertèbres sont complètes.

3° *Dipnoïques*. — On retrouve cette ossification incomplète chez les Dipnoïques. Ceux-ci ont à la fois des branchies et des poumons; ils sont représentés à l'époque actuelle par trois genres : le *Ceratodus* ou *Barramunda* qui habite les rivières de l'Australie, le *Lepidosiren,* qu'on trouve dans les fleuves de l'Amérique du Sud, enfin le *Protopterus* des rivières de la Sénégambie. Le groupe des *Dipnoïques* remonte aux temps primaires.

En effet, on trouve depuis le dévonien jusqu'en la ande oolite de Stonesfield, mais surtout dans le perien et le trias; des dents toutes particulières. Ce sont des aques présentant quatre ou cinq denticules saillants

qu'on a comparés à des cornes. Ces dents sont identiques à celles du Barramunda vivant, avec cette différence

Fig. 132. — *Ceratodus Forsteri.*

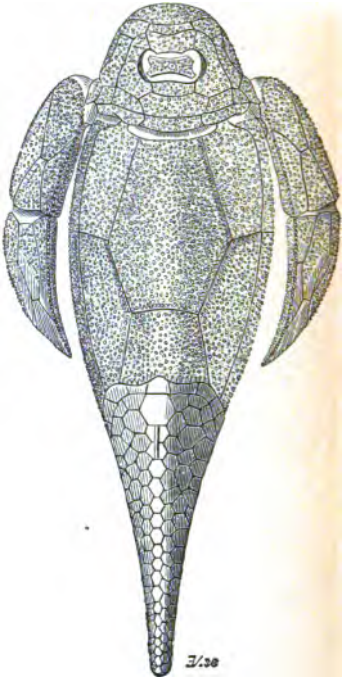


Fig. 133. — *Pterichthys cornutus.*

que, dans ce dernier, il y a un denticule de plus. *Ceratodus Forsteri* d'Australie (fig. 132) est ainsi rep senté à l'époque paléozoïque par plusieurs espèces, d

on a retrouvé le squelette entier. La queue est diphycerque, le corps est couvert ainsi que les nageoires d'écailles grandes et arrondies ; les côtes sont grandes et fortes. Dans le genre *Megapleuron* du permien d'Igornay, les côtes sont particulièrement fortes, tandis qu'il n'y a pas de centres vertébraux ossifiés.

Certains Dipnoïques sont difficiles à distinguer des Ganoïdes ; ils sont hétérocerques. Tel est le *Dipterus (D. Valenciennesi)* du vieux grès rouge d'Ecosse ; il a la tête couverte de petites plaques et possède deux nageoires dorsales. Ses dents rappellent celles des *Ceratodus*. Les Dipnoïques forment donc un groupe très ancien, étroitement allié aux Ganoïdes et qui a eu son développement maximum dans la période primaire.

2° *Placodermes*. — On rapproche des Ganoïdes un autre groupe, celui des *Placodermes*, confiné dans le silurien supérieur et le dévonien, surtout dans le vieux grès rouge. Ces êtres étranges méritent bien le nom de Poissons cuirassés qu'on leur donne aussi. La colonne vertébrale n'est pas ossifiée ; toutes les pièces du squelette sont absentes ou rudimentaires, mais en revanche le corps est couvert de grandes plaques osseuses,

Dans le *Pterichthys (P. cornutus)* (fig. 133), la tête est couverte de plusieurs plaques, et porte en son centre un trou correspondant peut-être à un œil impair, comme celui des Lacertiens. La carapace thoracique est composée en-dessus de six plaques, et en dessous de sept. Il y a deux nageoires pectorales ressemblant à des ailes ou à s rames et composées de deux pièces articulées. La rtie postérieure du corps se termine en pointe. Elle est ıverte de petites écailles ganoïdes, et porte une naıire dorsale.

Les *Coccosteus (C. decipiens)* (fig. 134) ont aussi une armure céphalothoracique, mais le tronc et la queue sont nus. La colonne vertébrale n'est pas ossifiée, il n'y a pas de centres vertébraux, mais on trouve des arcs hémaux et neuraux. La mâchoire inférieure porte de petites dents aiguës.

Les *Cephalaspis (C. Lyelli)* (fig. 135), ressemblent plus que les précédents aux Ganoïdes ty-

FIG. 134. — *Coccosteus decipiens.*

FIG. 135. — *Cephalaspis Lyelli.*

piques. La tête est couverte d'un bouclier présentant de pointes en arrière, mais le reste du corps est couvert

d'écailles ganoïdes rhomboïdales et la queue est hétérocerque. On ne trouve pas d'os internes, mais l'étude histologique du bouclier céphalique a montré que ce bouclier était vraiment formé de tissu osseux; il y a des ostéoplastes. Ces Poissons atteignaient deux mètres de long.

On range encore parmi les Placodermes d'autres formes : *Pteraspis* et *Scaphaspis* qui ne sont connus que par le bouclier. Celui-ci a été longtemps confondu avec les os de Seiche et les carapaces de Crustacés. Huxley, le premier, montra qu'il s'agissait d'os de Poissons.

Origine et affinités des Poissons Paléozoïques. — Nous avons vu que les Poissons anciens sont caractérisés par le faible développement du squelette. C'est ce qui fait supposer que les Poissons descendent de formes primordiales qui n'avaient comme squelette qu'une corde dorsale. Les Prosélaciens, comme le *Pleuracanthus*, paraissent être les plus rapprochés de ces formes primitives. C'est d'eux que sont sortis les vrais Sélaciens, et le genre *Cladodus* constitue une forme de passage. D'autre part, les Sélaciens et les Ganoïdes s'unissent par l'intermédiaire des Acanthodidés qui apparaissent dès le silurien supérieur. Enfin, il est difficile de distinguer les Ganoïdes et les Dipnoïques. Les Sélaciens et les Ganoïdes dériveraient donc de formes communes et les Dipnoïques seraient une branche issue des Ganoïdes Crossoptérygiens, c'est-à-dire des genres diphycerques ou peu hétérocerques comme les *Rhizodus*, les *Osteolepis*.

L'origine de Placodermes est très problématique. ;ur cuirasse leur donne une ressemblance extérieure 'ec les Arthropodes anciens comme les Trilobites et usieurs paléontologistes, en particulier M. Gaudry, ne ınt pas éloignés de les regarder comme descendant

d'Invertébrés où la solidification aurait commencé par l'extérieur pour atteindre ensuite, dans des formes plus récentes, l'intérieur sous forme d'un axe central ossifié. Il n'y a cependant que des analogies superficielles avec les Arthropodes. Les Placodermes sont bien des Vertébrés, mais la question se pose de savoir si ce sont de vrais Poissons. Tandis que Zittel et la plupart des paléontologistes en font simplement un groupe de Ganoïdes qui se serait différencié de bonne heure, Cope les écarte des Poissons véritables parce qu'ils n'ont pas de ceinture scapulaire, parce qu'ils n'ont pas non plus, sauf les *Coccosteus*, de mandibule. D'après Cope, il faudrait les placer à la base des Vertébrés à côté des Cyclostomes.

Evolution des Sélaciens. — Les principaux groupes actuels de Sélaciens existent déjà à la fin des temps primaires et se sont développés sans changements notables. Ainsi certains Squales actuels, les *Cestracions*, ont des dents en pavé, réniformes, avec une crête médiane saillante d'où partent des plis rayonnants d'émail. Ce genre commence au jurassique.

Des Squales à dents coniques et crénelées, comme les *Notidanus*, les *Oxyrhina*, existent dès le jurassique; les *Lamna* (fig. 136), les *Carcharias* dès le crétacé. Le *Carcharodon* est tertiaire (fig. 137).

Les *Squatina*, Sélaciens dont la forme élargie est celle des Raies, mais dont les ouvertures branchiales sont cependant latérales comme chez les Squales, existent dès le jurassique et sont communes dans les schistes de Solenhofen et de Cirin (département de l'Ain).

Les *Myliobates* ou Raies mourines, dont la queue porte un long aiguillon et dont les dents sont en pavés

montent jusqu'au carbonifère et sont précédés dans le

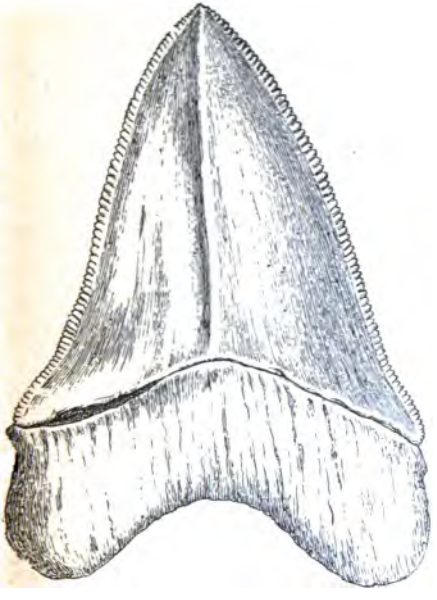


Fig. 136. — Dent de *Carcharodon megalodon.*

Fig. 137. — Dent de *Lamna elegans.*

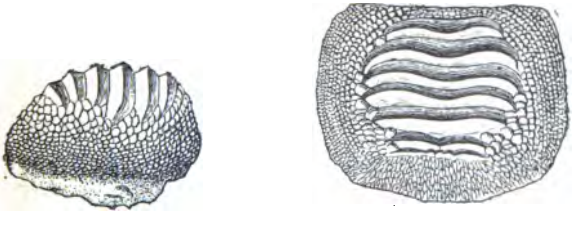


Fig. 138. — Dent de *Ptychodus* vue de profil et de dessus.

crétacé par les *Ptychodus* (fig. 138). Les *Raies* véritables, dont la queue est dépourvue d'aiguillon allongé, ne

remontent qu'au tertiaire et se trouvent à partir de l'éocène.

Evolution des Ganoïdes. — Les Ganoïdes continuent leur évolution dans les terrains secondaires. Les Crossoptérygiens à queue diphycerque ou à demi-hétérocerque deviennent rares. Ils sont encore représentés dans le crétacé par les genres *Undina* et *Macropoma*, munis d'écailles circulaires et de deux nageoires dorsales, et se continuent à l'époque actuelle par le *Polyptère* d'Afrique, dont la nageoire dorsale est très divisée.

Les Hétérocerques typiques sont rares également. On peut citer le *Chondrosteus* du lias dont la peau était nue et la tête couverte de plaques osseuses. La *Spatularia* actuelle des fleuves d'Amérique rappelle les *Chondrosteus* par sa peau nue et sa bouche privée de dents. Il en est de même des *Esturgeons* actuels *(Accipenser)* qui commencent avec l'éocène. La différence avec les *Chondrosteus* consiste dans la présence sur la peau d'écussons osseux.

Les Ganoïdes, dans la période secondaire, passent insensiblement aux Poissons osseux. Leur queue tend à devenir homocerque, leur squelette s'ossifie, leurs écailles deviennent molles et minces. Ainsi dans le *Pholidophorus* du lias, on trouve une colonne vertébrale encore imparfaitement ossifiée, de même dans le *Pycnodus;* mais chez ce dernier et chez le *Gyrodus* qui en est très voisin (schistes lithographiques), la queue devient nettement homocerque. De même chez les *Lepidotus,* très répandus dans le jurassique. Les dents de ces Poissons sont terminées par une surface hémisphérique. Les *Lepidostées* actuels sont les derniers de ces Ganoïdes; leurs vertèbres sont complètement ossifiées.

Dès le lias supérieur, il est souvent difficile de distinguer les Ganoïdes des Poissons osseux. C'est ce qui a lieu pour certains genres dont on a fait le groupe des Téléostéides. Ansi le *Leptolepis* a des écailles émaillées, mais très minces; il est homocerque ; de même le *Thrissops* des schistes lithographiques, le *Megalurus* et le *Caturus* des mêmes gisements (Bavière, Cirin), à grande nageoire caudale.

Poissons osseux. — Les Poissons osseux ou *Téléostéens* se relient ainsi d'une manière intime aux Ganoïdes et en sont évidemment dérivés. Ils prennent un grand développement à partir du crétacé, tandis qu'à la même époque les Ganoïdes diminuent.

Les plus anciens des Poissons osseux sont les *Physostomes*, qui sont munis d'une vessie natatoire pourvue d'un canal aérien. Ils comprennent plusieurs familles dont l'une, celle des *Amiadés*, remonte au jurassique supérieur. Elle dérive du genre Ganoïde *Megalurus*. Le genre *Amia* se trouve encore dans les fleuves de l'Amérique du Nord ; il existait dans les eaux douces de la période tertiaire aussi bien en Europe qu'en Amérique.

Le groupe des *Clupéidés* est également ancien et se rattache directement aux *Leptolepis* jurassiques. Dans le crétacé, le genre *Clupea* (Hareng) est déjà représenté, et la *Clupea brevissima* du crétacé du Liban est analogue à la Sardine. On doit considérer les Clupéidés comme la souche de la plupart des Physostomes.

Le groupe des Poissons aujourd'hui le mieux représenté est celui des *Physoclistes*, dont la vessie natatoire est privée de canal aérien. La plupart remontent à la craie, mais des types intermédiaires entre eux et les Physostomes *(Trichophanes, Erismatopterus)* montrent qu'ils

dérivent des Physostomes. Les *Berycidés* encore vivants aujourd'hui sont très communs dans la craie. Les *Perches*, famille aujourd'hui très importante, ne commencent qu'avec les terrains tertiaires, et l'un des genres de cette famille, le genre *Smerdis*, aujourd'hui éteint, est extrêmement commun dans le gypse d'Aix *(S. macrurus)* (fig. 139).

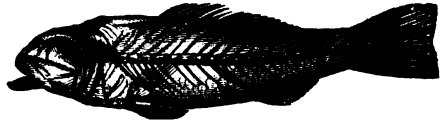


FIG. 139. — *Smerdis macrurus.*

En résumé, les Poissons osseux, si communs à l'époque actuelle, commencent au crétacé, mais sont sortis des Ganoïdes par plusieurs souches que l'on peut déjà discerner au jurassique.

CHAPITRE XII

LES VERTÉBRÉS

— Suite —

BATRACIENS

Stégocéphales. Organisation générale. Principaux groupes de Stégocéphales : 1° Formes salamandroïdes ; 2° Stégocéphales serpentiformes ; 3° Stégocéphales lacertiformes ; 4° Stégocéphales labyrinthodontes. Urodèles. Anoures. Evolution des Batraciens.

STÉGOCÉPHALES

Organisation générale. — Les Batraciens ont commencé à paraître pendant les temps primaires. Ils y s

représentés par les *Stégocéphales*, animaux qui se reconnaissent comme des Batraciens par leurs membres en forme de pattes et non plus de nageoires, et à leur double condyle occipital.

Les Stégocéphales commencent au carbonifère, peut-être même au dévonien supérieur, et disparaissent pendant l'époque triasique. Certains atteignent une grande taille; il y en a dont le crâne mesure jusqu'à trois ou quatre pieds de long. La tête est couverte de plaques osseuses qui rappellent celles des Ganoïdes. Parmi ces os il y en a qui manquent chez les autres Batraciens et qui se retrouvent chez beaucoup de Reptiles; ce sont les *postorbitaires* et les *supratemporaux*. Plus loin on trouve les *épiotiques*, et le *supraoccipital* qui ici est pair. Il y a un anneau sclérotique osseux comme chez beaucoup de Reptiles. Toutes ces plaques en s'unissant couvrent le crâne d'un toit continu, ce qui a valu à ces animaux leur nom de Stégocéphales. Entre les pariétaux se trouve un trou. Il correspond à celui qu'on voit chez beaucoup de reptiles fossiles et chez les Lacertiens actuels. Il devait être, comme chez ces derniers, en relation avec la glande pinéale. Celle-ci chez beaucoup de Lézards *(Orvet, Lacerta agilis, Hatteria punctata)* se développe et possède la structure d'un œil véritable, recouvert, il est vrai, par une masse conjonctive et par la peau. On peut admettre que l'œil impair existait chez les Stéganocéphales et était capable de fonctionner, car le *foramen parietale* est remarquablement vaste.

La colonne vertébrale présente une corde dorsale persistante. Les vertèbres peuvent former une gaine simple autour de la notocorde ou être composées de plusieurs pièces séparées. Souvent elles sont biconcaves et ressem-

blent alors à celles des Poissons ou à celles des grands Reptiles de l'époque secondaire appelés *Enaliosauriens* (Ichthyosaure, Plésiosaure). Il est souvent difficile, quand on ne trouve que des vertèbres isolées, de décider si l'on a affaire à un Stégocéphale ou à un Enaliosaurien. Ainsi dans le carbonifère d'Amérique, on a découvert des vertèbres de grande dimension (10 centimètres de diamètre) auxquelles Marsh a attribué le nom d'*Eosaurus acadianus*. Suivant lui il s'agit d'un Enaliosaurien; suivant Huxley et d'autres paléontologistes, ces vertèbres sont celles d'un Stégocéphale.

Les vertèbres portent des côtes, y compris souvent quelques vertèbres caudales. La ceinture scapulaire est remarquable; il y a sur la face pectorale trois larges pièces placées l'une contre l'autre; une médiane et deux latérales. Ce sont des plaques dermiques qui cachent le sternum et les clavicules. La plaque du milieu est un *épisternum* dont les plaques latérales sont les prolongements claviculaires. Cette formation correspond aux plaques sternales des Crocodiliens et à l'armure ventrale des Ganoïdes. Outre ces plaques, on trouve le plus souvent sur la face ventrale des écailles épineuses disposées en plusieurs rangées. Les plaques thoraciques ainsi que les plaques du crâne sont généralement sculptées et émaillées comme celle des Ganoïdes; d'où le nom de *Ganocéphales* donné à un grand nombre de Stégocéphales.

Les dents sont disposées un peu partout, sur les maxillaires, les palatins, le vomer comme cela a lieu ch les Poissons, les Batraciens et beaucoup de Reptiles a tuels. Celles des maxillaires sont enfoncées dans d alvéoles (ex. : *Stereorachis)*, ce qui rapproche des Croc

diles. Ces dents sont aiguës coniques, et l'ivoire est parcouru par des sillons longidinaux plus ou moins marqués. Les plis peuvent être très contournés au lieu d'être simples, ce que l'on ne voit pas à l'extérieur parce que le cément pénètre dans les interstices, mais sur une coupe transversale cette structure méandriforme se con-

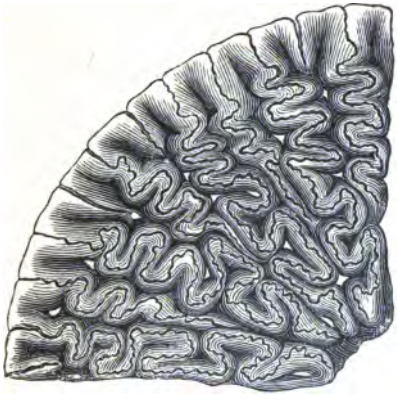


FIG. 140. — Coupe transversale grossie d'une dent de Labyrinthodonte.

state très bien (fig. 140) et a valu aux Stégocéphales qui la présentent le nom de *Labyrinthodontes* (ex. : *Mastodonsaurus*).

Les membres n'offrent rien de particulier; il y a cinq doigts.

Principaux groupes de Stégocéphales. 1° *Formes Salamandroïdes*. — Certains Stégocéphales rappellent par toute leur apparence les Salamandres. Ils n'atteignent que 10 à 13 centimètres; la tête est large avec de grandes cavités orbitaires, de petites dents, des côtes faiblement développées. Tel est le *Branchiosaurus amblystomus* du permien de Saxe. Credner a pu suivre tout le développe-

ment depuis des larves longues de 30 millimètres jusqu'à l'animal adulte long de 12 centimètres. Chez la larve qui est le *B. gracilis* il y a quatre paires d'arcs branchiaux. L'animal subissait des métamorphoses comme les Batraciens actuels et était complètement aquatique dans sa jeunesse. Plus tard il perdait ses branchies. L'adulte était couvert d'écailles tandis que la larve était nue.

M. Gaudry a trouvé, dans le permien d'Autun deux formes salamandroïdes qu'il a appelées *Protriton petrolei* et *Pleuronoura Pellati*. Les cavités orbitaires sont très grandes, les côtes sont très simples. La queue est plus courte que chez les Salamandres actuelles; chez les *Pleuronoura* elle est un peu plus longue que chez le *Protriton;* pour 51 millimètres il y a seize vertèbres caudales dont les premières portent des côtes. Le *Protriton* était nu et le *Pleuronoura* avait une peau plus consistante. Ces animaux ne sont autre chose que les formes larvaires des *Branchiosaurus* et doivent être probablement identifiées avec le *B. gracilis* larve du *B. amblystomus*.

Les *Branchiosaurus* remontent au carbonifère (ex.: *B. salamandroides* de Nyran, en Bohême).

Ce genre est souvent accompagné dans le carbonifère et le permien de formes très voisines. Tel est le *Melanerpeton pulcherrimum*.

Ces formes sont réunies pour former le sous-ordre des *Branchiosauri* ou *Urodeloïdés* précurseurs des véritables Salamandres.

Au même groupe appartient le *Raniceps* (ou *Pelion*) *Lyelli* (fig. 141) du carbonifère de l'Ohio. La tête arrondie en avant est presque aussi large que longue et ressemble à celle des Grenouilles; l'intermaxillaire porte de petites dents. Les vertèbres sont incomplètement oss

fiées. L'humérus est double des os de l'avant-bras ; il y a quatre doigts.

2° *Stégocéphales serpentiformes.* — A l'époque actuelle existent des Batraciens serpentiformes, les *Cécilies* ou *Gymnophiones*, qui sont dépourvus de membres. Ils ont dans l'épaisseur de la peau de petites écailles rondes avec une série de cercles concentriques comme celles de certains Poissons. Parmi les Stégocéphales, il en est qui rappellent les Cécilies par la longueur de leur corps et aussi par la forme des vertèbres qui sont biconcaves. Tel est le *Dolichosoma longissimum* d'Irlande et de Bohême. Il y a cent-cinquante vertèbres, les côtes sont rudimentaires, les membres manquent. Dans le *Discosaurus gracilis* de Saxe, les écailles sont identiques à celles des Cécilies actuelles. Certains de ces Stégocéphales serpentiformes devaient avoir une taille énorme, si l'on en juge par les dimensions des vertèbres isolées qu'on a parfois trouvées.

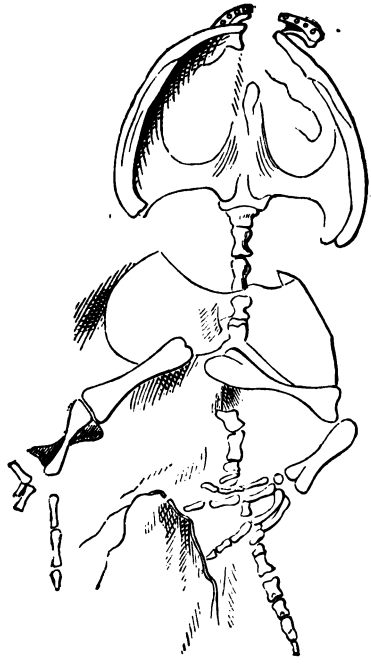


Fig. 141. — *Raniceps (Pelion) Lyelli.*

3° *Stégocéphales Lacertiformes.* — Beaucoup de Stégo-

céphales ont la forme de Lézards. Ils se distinguent les uns des autres par la structure des vertèbres, plus ou moins bien ossifiées.

Parmi ces formes lacertines, il faut citer l'*Hylonomus* trouvé dans le carbonifère de la Nouvelle-Écosse et aussi en Europe dans le permien. Les côtes sont grandes, les vertèbres bien ossifiées; il y a des écailles. Les dents sont lisses, simples, avec une grande cavité pulpaire. L'animal devait respirer dans l'air et grimper sur les arbres.

4° *Stégocéphales Labyrinthodontes*. — Au groupe précédent se rattache intimement un autre groupe caractérisé par la structure des dents. Celles-ci sont sillonnées et les plis peuvent être contournés, de sorte que sur une coupe, comme nous l'avons déjà dit plus haut, on constate une apparence labyrinthiforme, de là le nom de *Labyrinthodontes* donné à ces Batraciens. Mais il y a tous les intermédiaires depuis la dent lisse des genres précédents et la dent labyrinthiformes. Chez beaucoup de genres, les dents sont simplement sillonnées, les plis sont droits et une coupe ne montre qu'une structure rayonnée.

C'est ce que l'on voit chez l'*Archegosaurus Decheni* (fig. 142) du permien de Lebach. La tête a tout à fait l'aspect de celle des Crocodiles avec ses orbitres petites et ses narines terminales. Les dents sont nombreuses, pointues, à plis simples. Chaque vertèbre est composée de trois pièces. L'armure ventrale est composée de petites écailles articulées; les membres sont tournés en arrière et devaient servir à la natation. Chez les jeur animaux on trouve des traces d'arcs branchiaux, ce (indique l'existence de métamorphoses. La longue atteint un mètre et demi.

L'*Actinodon Frossardi* du permien d'Autun a été étudié par M. Gaudry. Le crâne est recouvert de plaques très nettes; il atteint une vingtaine de centimètres. Les mâchoires et les palatins portent des dents pointues; sur le vomer se trouvent de petites dents en carde. Le ventre

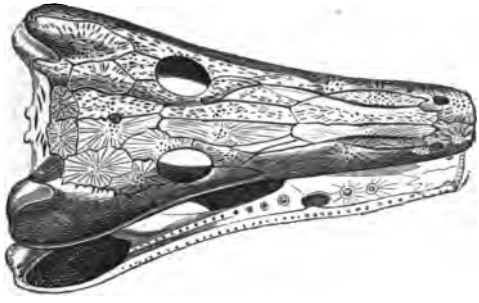


FIG. 142. — Tête d'*Archegosaurus*

est couvert d'écailles ganoïdes beaucoup plus grandes que chez l'*Archegosaurus*. A côté des débris d'*Actinodon*, on a trouvé des coprolithes indiquant par leur surface couverte de plis hélicoïdaux, la présence d'une valvule spirale dans l'intestin, ce qui est une analogie avec les Poissons Ganoïdes.

L'*Euchirosaurus* du permien d'Autun également a un crâne plus large que l'*Actinodon*. La neurépine a une forme particulière; elle est dilatée transversalement en forme de plaque.

Chez les *Stereorachis* du même gisement, armé d'écailles épineuses, l'ossification des vertèbres est achevée; corps vertébral est composé d'une seule pièce et il est concave comme chez les Poissons; les dents sont randes et pointues avec des plis droits. On place également dans le même groupe l'*Anthracosaurus* d'Huxley,

provenant du carbonifère du Northumberland ; il est connu seulement par son crâne long de 36 sur 33 centimètres de largeur.

Les *Labyrinthodontes typiques*, à dents pointues pourvues de plis méandriformes, se montrent avec tout leur développement à l'époque triasique. Les os du crâne et les plaques thoraciques sont très richement sculptés et couverts d'un émail brillant. Ces animaux méritent pleinement le nom de Ganocéphales. Il n'y a plus chez eux, où l'ossification est complète, d'armure ventrale formée d'écailles. Aussi Zittel sépare-t-il les *Labyrinthodontes typiques* des genres précédents qu'il réunit sous le nom *Gastrolepidoti*. Mais les transitions qui se montrent entre les deux familles quand on considère la structure des dents, la sculpture des os du crâne et l'ossification des vertèbres, indiquent que les vrais Labyrinthodontes dérivent des Gastrolepidoti et les ont remplacés.

L'une des espèces les plus remarquables est le *Mastodonsaurus giganteus* du trias du Wurtemberg et d'Angleterre. Le crâne atteint jusqu'à un mètre de long. Les orbites sont en arrière. Elles reculent encore davantage chez le *Capitosaurus* et chez les *Trematosaurus*.

Les Labyrinthodontes ont laissé d'autres traces de leur existence que des ossements. On trouve souvent sur des plaques de grès bigarrées des empreintes énormes, à cinq doigts et ressemblant à des mains. On les attribue à des Labyrinthodontes et on les désigne sous le nom de *Chirotherium* (fig. 143). Des empreintes du même genre existent dès le carbonifère et le permien. Dans le houill-- de Greensburg en Pensylvanie, certaines empreint appelées *Batrachopus* ont un pied de long et dépasse celles des Labyrinthodontes triasiques.

En résumé, le groupe des Stégocépales appartient à la la classe des Batraciens. C'est de lui que sont dérivés les Batraciens actuels et aussi probablement les Reptiles.

FIG. 143. — Empreintes de *Chirotherium*.

Urodèles. — Les Batraciens actuels munis d'une queue ersistante, comme les Salamandres, sont appelés *Urodèles*. Ces animaux ne nous sont connus qu'à partir du rétacé inférieur. A Bernissart, on a touvé le genre le plus ncien : *Hylæobatrachus* ; il était muni de branchies per-

sistantes. C'est dans le tertiaire qu'on a découvert les premières Salamandres *(Triton)*. Au Japon, existent aujourd'hui des Salamandres géantes *(Cryptobranchus japonicus)* qui mesurent près d'un mètre de long. Elles ont été précédées dans le miocène par des formes très voisines qui constituent le genre *Andrias*. L'*Andrias Scheuchzeri*, découvert par le naturaliste Scheuchzer à Œningen, atteint $1^{m},25$. Scheuchzer le regarde comme le squelette d'un homme antédiluvien *(homo diluvii testis)*. C'est Cuvier qui démontra sa véritable nature. L'*Andrias Tschudi* des lignites de Bonn ressemble encore davantage au *Cryptobranchus* et son squelette peut à peine en être distingué.

Anoures. — Les Batraciens *Anoures* ou dépourvus de queue ne se montrent bien qu'à partir du tertiaire. Dans le jurassique supérieur d'Amérique, Marsh a trouvé cependant l'*Eobatrachus agilis*. Dans le tertiaire les Anoures sont représentés par des espèces à peine différentes des espèces actuelles. Dans les lignites d'Orsberg et d'Erpel près de Bonn, on trouve tous les stades de développement ; des têtards dépourvus de pattes, des têtards munis de leurs extrémités, postérieures ou antérieures, d'autres déjà dépourvus de queue. Le genre éteint *Palæobatrachus* est abondamment représenté dans ces lignites.

Évolution des Batraciens. — Malgré la grande lacune géologique séparant les Stégocéphales des groupes actuellement vivants des Batraciens, lacune qui comprend le jurassique et une partie du crétacé, on doit cependant regarder les Stégocéphales comme la souche commune tous les Batraciens. Ils sont vraisemblablement sortis (Ganoïdes, comme le montre l'armure dermique, dents palatines, et aussi l'intestin à valvule spir

(comme le prouvent les coprolithes), et les canaux muqueux des os de la tête rappelant ceux des Poissons. Le lien entre les Ganoïdes et les Stégocéphales nous est fourni par les Dipnoïques. D'autre part, l'ossification incomplète du squelette des Stégocéphales est un caractère d'infériorité qui va peu à peu en s'atténuant. Les Urodèles actuelles ont eu probablement pour ancêtres les Stégocéphales du groupe des *Branchiosaurus;* le squelette interne a subi une ossification plus complète tandis que le squelette dermique a disparu. Comme nous l'avons déjà vu, les Cécilies *(Gymnophiones)* dérivent de certaines formes de Stégocéphales, comme les *Dolichosoma.* Quant aux *Anoures*, leurs ancêtres directs sont inconnus. Ils représentent sans doute un stade d'évolution plus avancée des Urodèles, caractérisé par la disparition de la queue. En un mot, les Stégocéphales seraient la souche des Batraciens et aussi, comme nous le verrons, des Reptiles, mais ce groupe a donné des formes différenciées, les *Labyrinthodontes*, qui ont disparu sans laisser de traces, formant ainsi un rameau particulier dont la vie a été très éphémère.

CHAPITRE XIII

LES VERTÉBRÉS

— Suite —

REPTILES

Reptiles permiens et triasiques : 1° Rhynchocéphales. 2° Thériodontes 3° Anomodontes. Reptiles nageurs de l'époque secondaire : 1° Ichthyosauriens. 2° Plésiosauriens. Evolution des Crocodiliens. Evolution des Chéloniens. Reptiles secondaires serpentiformes. Evolution des Sauriens et des Ophidiens. Reptiles volants des temps secondaires. Dinosauriens : 1° Théropodes. 2° Sauropodes. 3° Stégosaures. 4° Ornithopodes.

Reptiles permiens et triasiques. — 1° *Rhynchocépales.* — Les Reptiles actuels se partagent en quatre groupes : Crocodiliens, Chéloniens ou Tortues, Sauriens ou Lézards, Ophidiens ou Serpents. Aux époques géologiques antérieures à la nôtre et surtout dans les temps secondaires, la classe des Reptiles s'est développée avec une richesse extraordinaire de formes et a donné naissance à des types aujourd'hui disparus ou profondément transformés, dont on a formé des groupes distincts.

Les Reptiles les plus anciens sont les Rhynchocéphales du permien. Ils présentent différents caractères les rapprochant des Stégocéphales. Ils ont des vertèbres biconcaves, les arcs neuraux sont libres, en outre ces vertèbres ont leur corps formé de pièces distinctes (deux *pleurocentrum* sur les côtés et *intercentrum* ou *hypocentrum* à la partie inférieure, portant les côtes). Il y a un *foramen* pariétal comme chez les Stégocéphales, et a i un *episternum* en forme de T bien développé. Une - ticularité qui n'existe pas chez les Stégocéphales, 1 s que nous trouverons chez beaucoup de Reptiles primi ,

est une perforation de l'humérus analogue à celle qui existe chez les Mammifères.

Les Rhynchocéphales sont représentés dans les périodes permienne et triasique par plusieurs genres, comme les *Palæohatteria* et les *Proterosaurus*. Chez ces animaux il y a des dents non seulement sur les mâchoires, mais aussi sur les palatins et le vomer. Les Rhynchocéphales existent encore, bien que très réduits, à l'époque actuelle. En effet, ils sont représentés aujourd'hui à la Nouvelle-Zélande par le genre *Hatteria* ou *Sphenodon* très voisin de *Palæohatteria* et qui contient des Lézards de soixante centimètres de longueur. A l'époque secondaire, dans les schistes de Solenhofen, les Rhynchocéphales contiennent le genre *Homæosaurus;* dans la craie et l'éocène le genre *Simædosaurus* ou *Champsosaurus*.

Les Rhynchocéphales descendent vraisemblablement des Stégocéphales dont il est souvent difficile de les distinguer. Ils constituent la souche principale, sinon unique des Reptiles, et il faut y chercher en particulier les formes primitives des Sauriens.

Reptiles permiens et triasiques. — 2° *Thériodontes*. — A côté des Rhynchocéphales viennent se ranger les *Thériodontes* qui ne sont connus jusqu'ici que dans le permien du Texas et le trias de l'Afrique australe. Ils ont encore les vertèbres biconcaves et des intercentra, un foramen pariétal, souvent des dents au vomer, l'humérus perforé, caractères qui les rapprochent des Rhynchocéphales. Mais d'autre part ils rappellent les ammifères, d'abord par la perforation de l'humérus et ıssi par le mode d'articulation des côtes, et les dents. elles-ci, au lieu d'être toutes semblables comme chez s autres Reptiles, se différencient. Elles sont dans des

alvéoles et on peut distinguer, d'après leur forme, des incisives, puis de fortes canines, enfin des molaires. La dentition est hétérodonte comme celle des Mammifères. Les affinités des Thériodontes et des Mammifères ont conduit plusieurs paléontologistes, entre autres Cope, à voir dans les Thériodontes les formes-souches des Mammifères.

Parmi les Thériodontes, l'un des plus remarquables est le *Lycosaurus curvimola* trouvé au Cap de Bonne-Espérance dans le trias; son museau rappelle celui du Chien. Dans le *Galesaurus planiceps* du même gisement, les canines sont très longues et il y a douze molaires. Le *Cynodraco*, de la taille d'un Lion, possédait de grandes canines dentelées comme celles d'un carnassier tertiaire appelé le *Machairodus*. Tous ces animaux, étudiés par Owen, ont été découverts dans les grès triasiques qui couvrent le *Karoo* ou *Karou*. On désigne sous ce nom une région de plateaux qui s'étend de l'est à l'ouest dans la Colonie du Cap au delà des montagnes côtières.

Reptiles triasiques. — 3° *Anomodontes*. — Dans les mêmes grès du Karoo qui renferment les Thériodontes, on a découvert aussi d'autres Reptiles, les *Anomodontes*. Ils présentent la perforation de l'humérus; les vertèbres sont biconcaves et ne présentent plus de reste de la corde dorsale, il y a un anneau sclérotique. Les mâchoires sont absolument dépourvues de dents, sauf dans certains genres, deux grosses canines supérieures. Le bec ressemble à celui des Tortues, de là le nom de Tortues à dents donné aussi à ces animaux. Chez le *Dicy don feliceps*, les crocs sont énormes et à croissance cc tinue; le crâne atteint soixante centimètres de longue (fig. 144). Certains comme l'*Oudenodon* sont absolum

privés de dents et la tête ressemble encore davantage à celle des Chéloniens.

Reptiles nageurs de l'époque secondaire. — 1° *Ichthyosauriens.* — L'époque secondaire fournit de très nom-

Fig. 144. — *Dicynodon feliceps : q*, os carré.

breux Reptiles adaptés à la vie aquatique. Parmi les plus remarquables se trouvent les *Ichthyosauriens*. Ils ont des vertèbres biconcaves qui sont en rapport d'une manière peu solide avec l'arc neural. Les côtes s'appuient sur les centres vertébraux par deux têtes. Il y a de cent dix à cent quarante vertèbres toutes semblables ; la colonne vertébrale est toujours brisée vers son extrémité, ce qu'on a attribué à l'existence d'une nageoire caudale assez lourde.

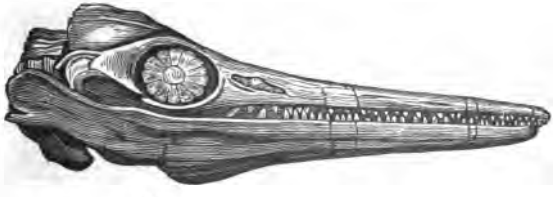


Fig. 145. — Crâne d'Ichthyosaure

La tête est allongée (fig. 145), mais le cou n'existe pour ainsi dire pas ; c'est ce qui a lieu aussi chez les Cétacés

actuels. Les orbites sont grandes; la sclérotique était renforcée par un anneau composé de pièces osseuses. L'orifice des fosses nasales est situé immédiatement en avant de l'orbite. Les mâchoires sont allongées, les intermaxillaires sont très développés. Les dents sont logées dans une rigole qui occupe toute la longueur des mâchoires; il y en a plus de quatre-vingt-dix de chaque côté. Ces dents sont coniques et généralement striées.

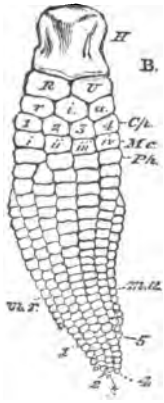


Fig. 146. — Membre antérieur d'*Ichthyosaure :* H, humérus; R, radius; U, cubitus : *r*, *i*, *u*, osselets radiaux, intercalaire, cubital; C*p*, carpiens; M*c*, métacarpiens; P*b*, phalanges ; *mr*, *mu*, osselets du bord radial et cubital.

Fig. 147. — Membre postérieur d'*Ichthyosaure :* F, fémur; T, tibia; F*b*, péroné; T*s*, tarsien ; M*t*, métatarsiens; *t*, *i*, *f*, osselets, tibial, intercalaire péronéen; P*b*, phalanges ; *m*, *t*, *b*, osselets du bord tibial.

Les membres sont très remarquables (fig. 146 et 147) ainsi que les ceintures. Le sternum est en forme de T (épisternum); le coracoïdiens qui s'articulent à lui sont très larges. Il existe des clavicules. L'humérus est court et large; à la suite viennent deux autres os qui correspondent au radius et au cubitus, mais le reste de la patte est difficile à homologuer avec les membres des autres

Vertébrés. Au lieu de trouver cinq doigts composés de trois phalanges, on constate l'existence de cinq, six et et même sept rangées de petits os polygonaux. Chaque série en contient un très grand nombre qui deviennent de plus en plus petits quand on s'éloigne de la base du membre. Il y a donc ici multiplication des doigts et des phalanges. Le tout forme une sorte de palette bien adaptée à la vie aquatique. Les membres postérieurs ont la même structure que les membres antérieurs, mais ils sont plus petits et même rudimentaires. Les pubis et les ischions se rejoignent sur la ligne médiane pour former une double symphyse. La peau devait être nue; on ne trouve pas d'écailles.

On a quelques notions sur l'organisation et le genre de vie des Ichthyosauriens. A la place que devait occuper l'estomac, on a trouvé une masse de couleur sombre contenant des débris de Crustacés, d'Ammonites et des débris de Poissons qui indiquent quel était le mode d'alimentation de ces animaux. Les coprolithes sont enroulés en spirale, ce qui indique l'existence d'une valvule spirale dans l'intestin.

On a trouvé des squelettes d'Ichthyosaures contenant un squelette de même espèce, mais plus petit. Plusieurs naturalistes en ont conclu qu'ils étaient vivipares; suivant d'autres, les gros Ichthyosaures mangeaient les petits.

Les Ichthyosauriens atteignaient de grandes dimensions. Certains *(Ichthyosaurus communis)* avaient jusqu'à ngt pieds de long et davantage.

Les dispositions des os du crâne, le trou pariétal, épisternum, la forme des vertèbres établissent des pports entre les Ichthyosauriens et les Rhynchocé-

phales. Les Ichthyosauriens se rattachent donc intimement aux formes primitives des Reptiles. Ils sont probablement sortis des Rhynchocéphales, et la disposition particulière de leurs membres, qui les rapprochent des Cétacés, doit s'expliquer par une adaptation à la vie aquatique.

Les plus connus du groupe sont les *Ichthyosaures* très communs dans le lias du Wurtemberg et d'Angleterre. Les schistes de Boll au Wurtemberg en contiennent beaucoup, et c'est dans le lias inférieur de Lyme-Regis, en Angleterre, qu'on trouva, en 1814, les premiers restes d'Ichthyosaures. Le genre *Ichthyosaurus* à paru dès le trias *(I. atavus)*, s'est développé dans le jurassique et s'est étendu dans le crétacé, même jusqu'au danien *(I. campylodon)*.

Ce genre a été précédé dans le trias par un genre très voisin : *Mixosaurus*. A une époque moins reculée que celle de l'apparition de l'*Ichthyosaure*, s'est montré le genre *Sauranodon* ou *Baptanodon* découvert par Marsh dans le jurassique supérieur d'Amérique *(B. natans)*. On a pu constater que l'adaptation s'est faite peu à peu ; le *Mixosaurus* est moins différencié que l'*Ichthyosaure* et celui-ci l'est moins que le *Baptonodon*. En effet dans le premier genre, les membres sont moins modifiés ; le radius et le cubitus sont plus longs que larges et sont séparés l'un de l'autre par un intervalle vide. Chez l'*Ichthyosaure* ces deux os sont aussi larges que longs et ne sont plus séparés l'un de l'autre. Enfin chez le *Baptanodon* l'humérus s'articule non plus avec deux os, mais a c trois pièces arrondies qui sont le radius, l'intermédi e et le cubitus. L'humérus est plus court ; de plus le *B* - *tanodon* est privé de dents à l'état adulte tandis que c z

les jeunes il y a des dents rudimentaires. La différenciation progressive est donc bien nette.

Reptiles nageurs de l'époque secondaire. — 2° *Plésiosauriens.* — D'autres Reptiles nageurs ont été longtemps réunis aux précédents et on leur donnait le nom commun d'*Enaliosauriens*. Ce sont les *Plésiosauriens*. Le cou est assez long ou même très long; les vertèbres sont très légèrement biconcaves ou biplanes; les membres peuvent avoir la forme de palettes natatoires mais les os sont moins déformés et s'il y a de nombreuses phalanges il n'y a jamais plus de cinq doigts. Les plus différenciés du groupe sont les *Plésiosaures* (fig. 148) très répandus dans le jurassique. La queue est courte, mais le cou est très long. Il est composé de trente-trois vertèbres, tandis que le cou du Cygne ıquel on peut le comparer en présente que vingt-trois. es mâchoires sont garnies e dents coniques ayant cha-

Fig. 148. — Squelette de Plésiosaure.

cune son alvéole. Les deux paires de membres sont égales, tandis que chez les Ichthyosaures les membres postérieurs sont plus courts; le pied et la main convertis en palettes sont aussi moins modifiés.

Dans la craie le genre *Plesiosaurus* est remplacé par le genre *Pliosaurus* qui paraît dès le kimméridien. Le *Pliosaurus* est plus différencié et se rapproche davantage de l'Ichthyosaure; la tête est plus longue, le cou plus court (douze vertèbres); il en est de même de os de l'avant-bras. Certains sont de dimensions géantes; chez *P. macromerus* les pattes natatoires ont six pieds de long.

Les *Plésiosauriens* ou *Sauroptérygiens* ont débuté au trias par des formes beaucoup moins diffrenciées, bien moins adaptés à la vie aquatique. Les membres diffèrent peu encore des pattes des Reptiles terrestres et le nombre des phalanges n'est pas augmenté. C'est ce que montre le *Nothosaurus* du Muschelkalk. C'était, comme le montre la disposition des membres, un Reptile non pas de haute mer, mais simplement de rivage, ou de fleuve assez semblable, par son habitat, au Crocodile. Par tous ses caractères il se rapproche davantage des formes primitives de Reptiles, des Rhynchocéphales. Il en est de même du *Simosaurus* où la tête est plus large et les dents plus courtes. Des *Placodus* du Muschelkalk on ne connaît que la tête; il y a de larges molaires ressemblant à des pavés et il en existe de semblables sur la voûte du palais, ce qui avait fait prendre autrefois ces animaux pour des Poissons.

En résumé les Plésiosauriens sont sortis des Rhync céphales. L'adaptation des membres commence chez *Nothosauridés;* elle est peu avancée chez le *Nothosaur*

mais se manifeste davantage chez le *Lariosaurus* du Lettenkohle où l'humérus prend une forme courte et aplatie. Enfin des Nothosauridés dérivent les *Plésiosauridés* qui se différencient de plus en plus et finissent avec le *Pliosaurus* par se rapprocher beaucoup des Ichthyosauridés. Ceux-ci paraissent descendre des Rhynchocéphales également, mais se différencient plus vite ; les Plésiosauriens forment un rameau à part également sorti des Rhynchocéphales et qui par une adaptation plus lente finit par se rapprocher beaucoup du premier rameau.

Évolution des Crocodiliens. — Les Crocodiliens sont des Reptiles nageurs qui paraissent aussi dès le début des temps secondaires. Les pattes sont courtes et en partie munies d'ongles, la queue est longue et porte des arcs inférieurs. Les dents sont contenues dans des alvéoles. L'animal est pourvu d'une armure dermique formée de plaques osseuses qui sont le plus souvent profondément sculptées ainsi que les os du crâne.

Les Crocodiliens ont commencé à paraître dès le trias. Les plus anciens diffèrent encore peu des Rhynchocéphales dont ils doivent être sortis.

Tel est le *Belodon* qui fut découvert dans le keuper des environs de Stuttgart. La tête est allongée, aplatie avec des intermaxillaires très développés. Les narines sont très longues et les arrière-narines, au nombre de deux, s'ouvrent dans la partie antérieure du plancher de la bouche. L'armure dermique est composée de forts ussons irréguliers. L'animal devait être de grandes di- ensions, peut-être 6 à 7 mètres de long. L'*Aetosaurus* été trouvé dans le même gisement près de Stuttgart. es vertèbres sont procœliques (concaves en avant)

tandis que celles du *Belodon* sont amphicœliques (biconcaves).

Les Crocodiliens du jurassique se rapprochent davantage des Crocodiliens actuels. Les vertèbres sont amphicœliques, les arrière-narines s'ouvrent sur la voûte du palais plus loin que chez les Crocodiliens triasiques. Les plus connus forment le genre *Teleosaurus* (fig. 149) créé

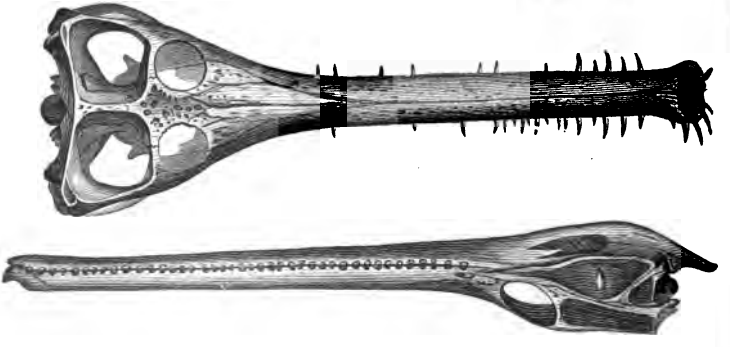


Fig. 149. — Téléosaure; tête vue de profil et vue de dessus.

par Geoffroy Saint-Hilaire en 1825 et regardé déjà par lui comme la souche des Crocodiles. Les Téléosaures sont très nombreux dans le jurassique de Caen. Ils sont remarquables par leur long bec ressemblant à celui du Gavial. Il y a non seulement des écussons osseux, dorsaux comme chez les Crocodiles, mais aussi des écussons ventraux, disposition qui ne se trouve plus chez les Alligators actuels.

Les dents sont très nombreuses (de 45 à 50), longu^^ et striées. L'espèce la plus commune est le *Téléosaur cadomensis* ou de Caen. Le *Pelagosaurus typus* du li supérieur (Curcy-Calvados) lui ressemble, mais les o bites sont plus latérales au lieu d'être supérieures;

longueur est de $1^m,50$. Les *Goniopholis* ont une tête plus large, ressemblant moins à celle du Gavial qu'à celle du Crocodile.

L'origine des Crocodiliens actuellement vivants doit être cherchée parmi les Crocodiliens de l'époque wealdienne. Les *Bernissartia* du wealdien sont probablement la souche des Crocodiliens à museau court *(Crocodilidés, Alligatorides)* et les *Pholidosaurus* voisins des *Goniopholis,* comme celle des Crocodiliens à museau long *(Gavialidés)*. Les Crocodiliens commencent au crétacé. Ils sont procœliques. Les arrières-narines, réunies en une seule, sont très reculées, mais il faut remarquer que, chez les jeunes, l'ouverture est plus large et moins reculée, et qui rappelle les types anciens et montrent que les types actuels sont la descendance des types crétacés. Les Gavials paraissent dès la fin du crétacé. Le *Gavialis (Tomistoma) macrorhynchus* du mont Aimé (calcaire pisolithique) ressemble à ceux vivant encore actuellement à Sumatra.

En résumé, d'après la situation des narines, on peut diviser les Crocodiliens en trois groupes :

1° Les *Parasuchia (Belodon);*

2° Les *Mesosuchia (Teleosaurus, Goniopholis, Bernissartia);*

3° Les *Eusuchia (Crocodilus, Alligator, Gavialis).*

Les *Parasuchia* se sont séparés au trias des Rhynchocéphales; ils ont donné naissance aux *Mesosuchia* jurassiques et wealdiens. Ces derniers sont eux-mêmes la ıche des *Eusuchia* crétacés, tertiaires et actuels.

Évolution des Chéloniens. — L'origine des Chéloniens encore obscure. Il est possible que les Tortues soient ·ivées des Anomodontes privés de dents, tels que les

Oudenodon qui ont un bec corné, le pouce formé de deux phalanges, tandis que les autres doigts en avaient trois, les condyles tripartites. Ce sont des caractères des bortues, mais il y a des différences : notamment l'ouverture externe des narines est double, tandis que chez les Tortues elle est simple (Gaudry). Quoi qu'il en soit, les Chéloniens apparaissent avec le trias. Leur forme primitive est la *Psammochelys keuperina* ou *Proganochelys Quenstedti* du trias du Wurtemberg. La carapace et le plastron sont bien développés. La carapace qui est fortement bombée sur les côtés est, au contraire, presque plane d'avant en arrière, de sorte que les ouvertures antérieure et postérieure de la carapace sont très élevées, à l'inverse de ce qui se passe chez les autres Tortues; en outre, l'omoplate, au lieu d'être cachée sous la carapace, est en avant de la première paire des plaques costales. Les deux particularités précédentes sont, comme le remarque Steinmann, des caractères embryonnaires qui n'existent chez les autres Tortues que dans les premiers temps de la vie. D'après cela, le genre *Psammochelys* doit être regardé comme la forme primitive des Chéloniens.

Dans le jurassique supérieur de Soleure, dans les schistes lithographiques de Solenhofen et de Cirin, apparaissent les *Thalassémydés*, Tortues marines munies de pattes natatoires. Chez les *Thalassemys* il y a un grand vide au milieu du plastron. Chez les *Idiochelys* il n'y a pas de fontanelle médiane au plastron, mais il y en a sur la carapace. De ce groupe sont sortis les *Chelonydés* tout à fait adaptés à la vie aquatique. Les membres sont devenus de véritables nageoires; il n'y a plus d'articulations aux doigts et le nombre des phalanges a augmenté.

On observe toujours la présence de grandes fontanelles. Le genre *Chelone* existe depuis le craie et vit encore dans les mers chaudes. La *Chelone Hoffmanni* de la craie supérieure de Maëstricht ressemble beaucoup aux *Chelone* actuelles. Les *Émydés* se montrent aussi pendant le crétacé. Ce sont des Tortues de marécages dérivées des Thalassémydés. Le genre *Emys* encore actuel a paru dans l'éocène. Les Tortues de terre ou *Testudinidés* sont sorties des *Emydés* par une adaptation à la vie terrestre. La carapace est fortement bombée, ne présente pas de fontanelles; les doigts ont seulement deux phalanges. Le genre *Testudo* a paru dans le tertiaire supérieur (ex. : *T. Perpiniana)*. Les plaques costales sont disposées comme chez les *Emydés*. Dans le tertiaire des Indes, certaines de ces Tortues atteignent une taille gigantesque. Les *Colossochelys* des monts Siwalik avait une carapace de 4 mètres de long.

Les *Thalassémydés*, qui ont fourni des Tortues marines et des Tortues de marécages, ont également donné naissance à des Tortues de fleuve. Telles sont les *Trionychidés*, qui existent encore aujourd'hui. L'ossification est peu avancée et rappelle les Thalassémydés; il n'y a pas, sur le bord de la carapace, de plaques marginales, il y des vides entre les plaques costales; le plastron montre aussi des fontanelles. Le tout est recouvert d'une peau molle. Le genre *Trionyx* existe dès la craie; il est commun dans le tertiaire (miocène d'Œningen).

Reptiles secondaires serpentiformes. — A l'époque crétacée ont vécu des animaux qui présentent à la fois des caractères de Lézards et des caractères de serpents. Ce sont les reptiles serpentiformes ou *Pythonomorphes*, comme les a appelés Cope.

Le plus anciennement connu est le *Mosasaurus Camperi* de la craie de Maëstricht. Le corps est très allongé. Il y a 133 vertèbres procœliques. Le cou est long et la queue remarquablement développée. La longueur totale dépasse 6 mètres, dont $1^m,20$ pour le crâne. Les dents se trouvent non seulement sur les mâchoires, mais aussi sur les ptérygoïdes. Elles sont comprimées, à deux arêtes. Les membres sont relativement petits et ressemblent à ceux des Cétacés; ils constituent des nageoires; les doigts, au nombre de cinq, sont très écartés, pourvus de nombreuses phalanges sans articulations. Il n'y a pas de sacrum, le bassin consiste en os minces non soudés. Cope a cru d'abord qu'il n'y avait pas de sternum et rapprochait pour cette raison les Pythonomorphes des Ophidiens; en réalité, il y a un sternum délicat. Les *Mosasaurus* sont très abondants dans la craie de l'Amérique du Nord. Le *Mosasaurus princeps* du grès vert de New-Jersey avait 75 pieds de long.

A côté des *Mosasaurus* se placent les *Clidastes* (craie du Kansas) encore plus allongé, et les *Leiodon* dont l'intermaxillaire s'allonge pour former un rostre dépourvu de dents. Ce genre se trouve dans le crétacé supérieur d'Europe *(L. anceps)* et celui d'Amérique. Les dents sont pointues à couronne lisse pourvue de deux bords tranchants.

En résumé, la présence d'un sternum ne permet pas de rattacher ces Reptiles aux Ophidiens. Ils se rapprochent des Lézards et l'on doit les considérer avec Dollo comme des Lézards adaptés à la vie aquatique; ils seraient a Sauriens ce que les Phoques sont aux Carnivores.

Evolution des Sauriens et des Ophidiens. — Les Sa riens ou Lézards sont évidemment sortis des Rhyncl

céphales. Il est souvent difficile de les en distinguer; le *Proterosaurus* est rangé soit parmi les Sauriens, soit parmi les Rhynchocéphales, et avait été appelé par Cuvier *Monitor fossilis*.

Les restes de Sauriens sont assez rares. Le *Telerpeton* du lias anglais rappelle par ses membres les Lacertiliens actuels.

Le premier Serpent authentique est le *Palæophis typhœus* de l'argile de Londres (éocène). Les vertèbres sont si grandes qu'il devait atteindre la taille de nos plus grands Serpents. Les restes de Serpents sont jusqu'ici très rares.

On peut résumer de la manière suivante l'évolution des Sauriens et des Ophidiens. Les Sauriens sont sortis des Rhynchocéphales, qui se continuent jusqu'à nos jours par le genre *Hatteria*. Certains Sauriens, les Pythonomorphes, se sont adaptés à la vie aquatique et ont pris l'apparence des vrais Ophidiens. Mais ceux-ci forment un rameau spécial des Sauriens, qui ne s'en est détaché que très tard.

Reptiles volants des temps secondaires. — Un autre rameau des Rhynchocéphales qui s'en est détaché au jurassique est celui des *Ptérosauriens* ou Reptiles volants. Les plus connus sont les *Ptérodactyles*.

Les os des Ptérosauriens sont pneumatiques, les vertèbres sont procœliques, il y a un sacrum formé de trois à six vertèbres; le sternum présente un bréchet bien net rappelant celui des Oiseaux. La tête est grande, et ressemble à celle des Oiseaux, par la longueur des mâ-
ıoires, sa forme générale, son anneau sclérotical. Il n'y
pas de clavicules, mais il existe des os coracoïdiens
sez longs. Les membres antérieurs sont très remar-
ıables; le pouce est rudimentaire; les trois doigts qui

viennent ensuite sont courts et portent des griffes; le cinquième doigt, qui correspond au petit doigt de l'homme, est au contraire extrêmement allongé et composé de quatre phalanges. Il supportait une membrane alaire semblable à celle des Chauves-Souris. Les os du bassin ne sont pas soudés entre eux; l'iléon s'allonge comme chez les Oiseaux.

Les Ptérosauriens les plus anciens constituent la famille des *Rhamphorhynchidés*. Le cou est court, la queue est très longue, les mâchoires sont courtes et garnies de dents placées dans des alvéoles. Chez le *Rhamphorhynchus* des schistes lithographiques de Solenhofen, les mâchoires sont longues; il n'y a pas de dents sur leur partie antérieure qui était probablement terminée par un bec corné. Marsh a étudié un *Rhamphorhynchus* bien conservé

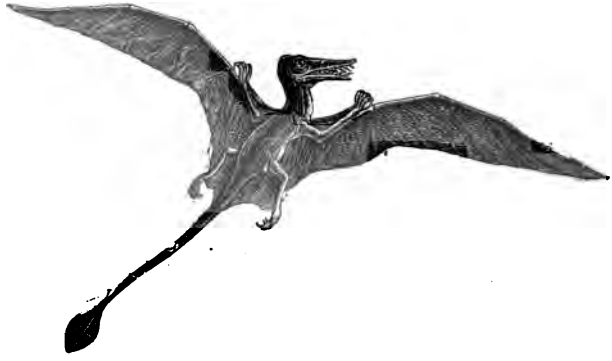


FIG. 150. — Restauration du Rhamphorhynque.

(R. phyllurus) des schistes lithographiques d'Eichst
Il avait la taille d'un corbeau; sa longue queue
terminée par une expansion membraneuse en form
disque servant de gouvernail pendant le vol (fig. 150

Le genre *Pterodactylus* (fig. 151) se sépare de la

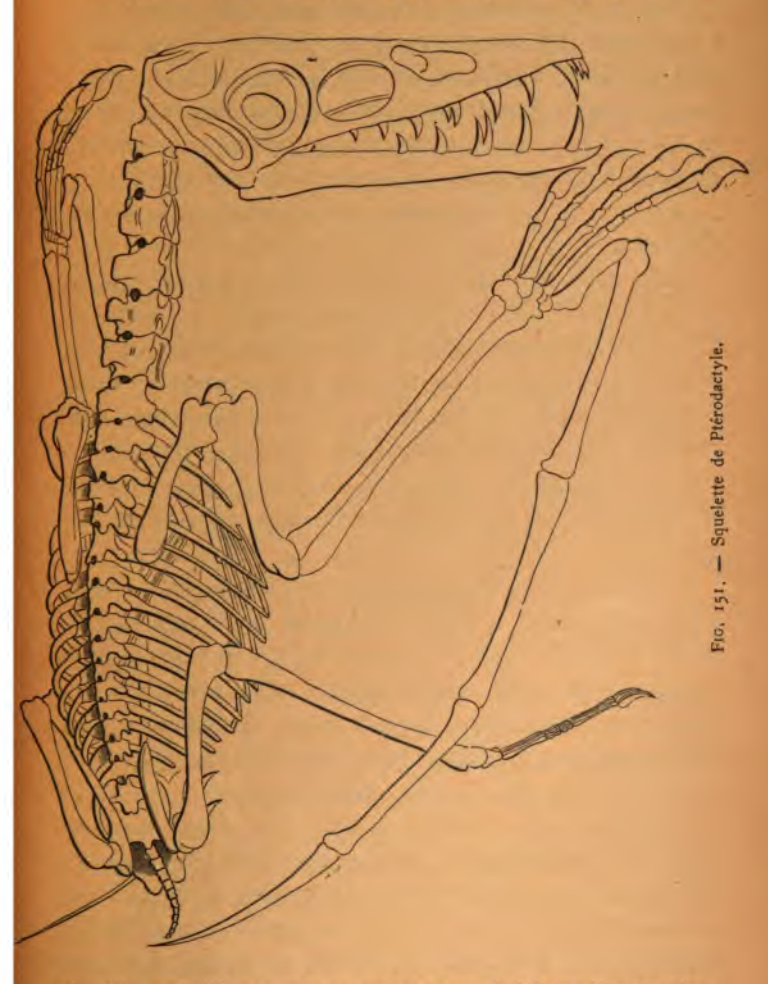


FIG. 151. — Squelette de Ptérodactyle.

famille précédente par sa queue tout à fait rudimentaire. Il se rapproche ainsi davantage des Oiseaux, la tête est

tout à fait celle d'un Oiseau et elle ne présente de dents qu'à la partie antérieure des mâchoires; ces dents étaient très petites. Le cinquième doigt antérieur est extrêmement long; il dépasse six fois les autres en longueur. Les Ptérodactyles se trouvent dans le jurassique supérieur et surtout dans les schistes lithographiques de Bavière. Ils sont tous de petite taille; les plus petits *(P. brevirostris)* ont celle du Moineau, et les plus grands celle du Corbeau.

Les formes extrêmes du groupe des Ptérosauriens ont été observées dans la craie du Kansas. Ce sont les diverses espèces du genre *Pteranodon*, atteignant huit mètres d'envergure. La tête est très allongée et complètement dépourvue de dents; plusieurs vertèbres dorsales se soudent entre elles et les omoplates s'articulent sur les apophyses épineuses de ces vertébres, fournissant ainsi un appui plus ferme à la ceinture scapulaire.

Le groupe des Ptérosauriens a, comme on le voit, rapidement évolué, mais s'est éteint aussi très rapidement. Il faut le regarder comme un groupe aberrant de Sauriens, qui s'est adapté au vol et a pris ainsi des caractères aviens. Ils présentent ainsi, des phénomènes de convergence les rapprochant des Oiseaux, sans qu'il y ait, fort probablement, de parenté réelle.

Dinosauriens. — 1° *Théropodes*. — Les Reptiles secondaires nons présentent une groupe très remarquable, contenant un grand nombre de formes variées. C'est le groupe des *Dinosauriens*, ainsi appelés à cause de grande taille d'un certain nombre de genres. Ces ai maux ont, pour caractères communs, d'avoir des v tèbres biconcaves ou opisthocœliques, un sacrum dé

loppé, ce qui n'a pas lieu généralement chez les Reptiles ; des membres allongés, ce qui est encore une particularité du groupe. Les membres postérieurs sont les plus longs et le plus souvent l'animal pouvait se tenir verticalement en s'appuyant sur la queue, très longue et très forte. Les dents sont fortement comprimées, à double tranchant, souvent d'une structure compliquée. On les trouve seulement sur les mâchoires, enfoncées dans des alvéoles ou dans des sillons alvéolaires. Le bassin des Dinosauriens ressemble beaucoup à celui des Oiseaux.

L'iléon, comme chez ces derniers, est très allongé et se prolonge en avant et en arrière de la cavité cotyloïde. Le pubis présente une forte apophyse *(postpubis)* qui existe aussi chez l'Autruche. La cavité cotyloïde est perforée au centre comme chez les Oiseaux.

Les Dinosauriens sont très nombreux. Ils ont apparu au trias. Les plus anciens ont certains rapports par la forme des vertèbres et le crâne avec les Crocodiliens les plus anciens *(Parasuchia)*. Ils doivent être sortis d'une souche commune dérivée elle-même des Rhynchocéphales.

Les Dinosauriens triasiques appartiennent au sous-ordre des *Théropodes*. Ils étaient carnassiers comme le montrent leurs dents aiguës, munies de deux arêtes tranchantes. Les pieds ressemblent à ceux des Carnivores; ils sont pourvus de griffes rétractiles; ces animaux étaient digitigrades. Le bassin était bien développé avec une symphyse pubienne ossifiée; les postpubis étaient encore rudimentaires.

Le *Megalosaurus*, qu'on trouve dans le jurassique et aussi dans la craie d'Europe, avait des dents arquées en forme de sabre rappelant celles du *Machairodus*. Il devait

avoir, d'après la longueur de ses dents, douze à quinze mètres de long. Le tibia était pneumatique.

Le *Ceratosaurus nasicornis* (fig. 152), trouvé par Marsh dans les couches dites à *Atlantosaurus* du Colorado (jurassique supérieur), avait une corne sur le nez. La longueur était de six mètres. Les vertèbres cervicales sont

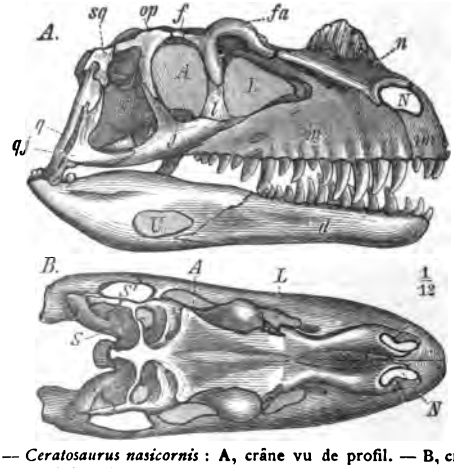


FIG. 152. — *Ceratosaurus nasicornis* : A, crâne vu de profil. — B, crâne vu de dessus; A, cavité orbitaire; L, fossette lacrymale; N, cavité nasale; S, S', fosses temporales.

particulières; elles sont opisthocœliques tandis que les autres sont biconcaves. Les pattes antérieures, petites comme celles du Kangouroo, étaient armées de griffes. Les métatarsiens sont soudés, mais encore faciles à distinguer. Cette soudure rappelle ce qui a lieu chez les Oiseaux et en particulier chez les Manchots, où ces os tout en étant soudés ne sont pas fusionnés. La symphyse pubienne dérigée vers le bas constitue ainsi une sorte de large sole. D'après Marsh, l'animal devait s'asseoir en s'accroupissant sur les talons, et cette sole devait alors corres-

pondre au centre de gravité du corps. Il y avait tout le long du dos des plaques osseuses dermiques, comme chez les Crocodiliens.

Le *Compsognathus* est un petit Dinosaurien des schistes de Solenhofen. Sa taille est celle d'un Chat. Le cou est très long, les membres antérieurs courts; les postérieurs très longs et très grêles ont un caractère avien des plus prononcés. Les métatarsiens sont en effet très développés, il y a trois doigts; enfin, comme chez les Oiseaux, l'astragale est soudée au tibia.

Dinosauriens. — 2° *Sauropodes.* — Le second sous-ordre des Dinosauriens est celui des *Sauropodes*. Ce sont des animaux de grande taille, herbivores, car les dents sont élargies en forme de spatule. Ils sont plantigrades et pentadigités, les membres postérieurs sont à peine plus grands que les antérieurs. La symphyse pubienne est cartilagineuse. Le sternum est pair; il est formé d'un os droit et d'un os gauche. Ces animaux se rapprochent des Crocodiliens triasiques *(Belodon, Aëtosaurus)*.

Il y a, dans ce groupe, des formes géantes. Elles ont été étudiées par Marsh et proviennent des couches du jurassique supérieur du Colorado.

L'*Atlantosaurus immanis* était énorme. Le fémur a $2^{m},70$ de long et 63 centimètres de largeur à sa partie antérieure. L'animal devait avoir environ 40 mètres de longueur.

Le *Brontosaurus excelsus* est entièrement connu. Son ·acrum se compose de cinq vertèbres; trois vertèbres de ı queue étaient creuses. Le cou était très long et la tête :marquablement petite. Il était probablement aquatique. a longueur totale est de 16 mètres. Le squelette a été ıtièrement reconstitué. Avec le *Brontosaurus* on trouve

une forme qui n'a que la grosseur d'un chat : le *Nanosaurus*. Il appartient au groupe des *Ornithopodes*.

Dinosauriens. — *3° Stégosaures*. — D'autres Dinosauriens herbivores sont les Stégosaures ; les dents, très comprimées ont une large couronne dentelée en avant et en arrière. Ces animaux étaient plantigrades, il y

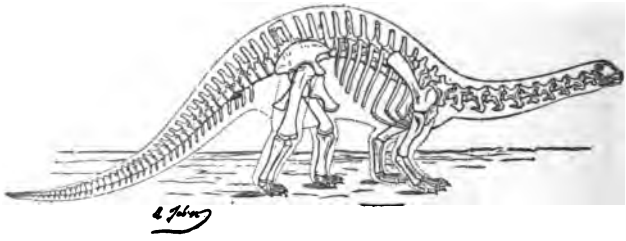


FIG. 153. — Squelette de *Brontosaurus*.

avait cinq doigts en avant et trois ou quatre en arrière. Les pattes de devant sont beaucoup plus courtes que celles de derrière ; la station devant être bipède. Les pubis sont dépourvus de symphyse, dirigés librement en avant et munis d'un long postpubis. Ce bassin ressemble beaucoup à celui des Oiseaux. Toutes les vertèbres sont biconcaves. Le corps était couvert de plaques dermiques ou de piquants.

Le *Scelidosaurus* se trouve dans le lias anglais ; les pattes ont $1^{m},15$ de long. L'*Hylæosaurus* du wealdien d'Angleterre présentait des piquants ; de même l'*Acanthopholis* de la craie de Folkestone.

Le *Stegosaurus ungulatus* qui a donné son nom à groupe est le mieux connu. Il a 10 mètres de long provient des couches à *Atlantosaurus*. La tête est remarquablement petite. Le fémur est très long. Le pied a cin

doigts pourvus de sabots. Les membres antérieurs sont très courts. La queue est très puissante. Elle devait servir de support pour la station bipède; elle était armée d'une ou plusieurs paires de fortes épines. Le côté ventral de l'animal porte de grandes plaques dermiques. Récemment Marsh a trouvé un squelette presque entier d'une petite espèce, le *S. stenops* dans le Colorado. Il a vu que le crâne et le cou étaient protégés par de petites plaques osseuses; sur le tronc et la queue elles sont beaucoup plus grandes. Le poids de cette armure et la forme comprimée de la queue font supposer à M. Marsh que l'animal était aquatique.

Marsh a trouvé aussi dans le crétacé supérieur de Laramie des Dinosauriens extrêmement singuliers: les *Tricératops*. Les vertèbres et les membres sont analogues à ceux des *Stegosaurus*, mais le crâne présente une paire d'axes osseux semblables à ceux des Ruminants et qui étaient recouverts d'un étui corné. L'animal possédait donc une paire de cornes creuses; il avait, de plus, sur le nez une corne impaire. Le *Triceratops* était couvert d'une armure dermique. Le crâne peut atteindre 2 mètres de long *(Triceratops horridus)*. On doit probablement regarder le *Stegosaurus* comme l'ancêtre jurassique des *Triceratops*.

Dinosauriens. — 4° *Ornithopodes*. — Les Dinosauriens qui rappellent le plus les Oiseaux par leur organisation sont appelés *Ornithopodes*. Le bassin est construit sur le type de celui des Oiseaux. Il n'y a pas de symphyse. Les membres postérieurs sont longs et présentent trois ou quatre doigts. Les membres antérieurs sont très réduits. Le tibia empiète sur le péroné et s'articule avec l'astragale et le calcanéum. C'est encore un caractère

avien, car chez les Oiseaux le péroné n'a plus aucun rapport avec le tarse. Les os des extrémités sont creux, comme chez les Oiseaux.

Les Ornithopodes les plus connus constituent le genre *Iguanodon*, très répandu dans le wealdien (crétacé inférieur). La première espèce découverte est l'*I. Mantelli* du wealdien d'Angleterre (fig. 154). En 1878, M. de

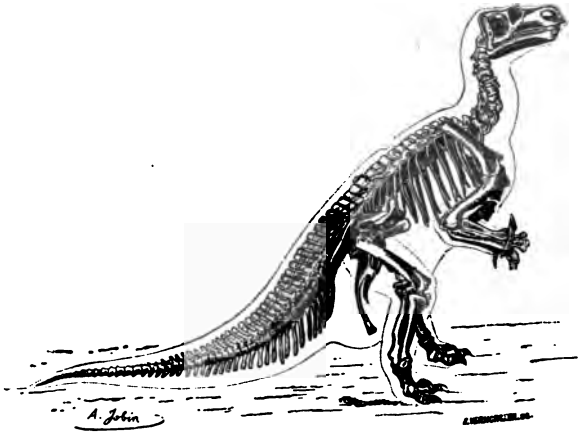


FIG. 154. — Squelette d'*Iguanodon Mantelli*.

Paw a retiré du wealdien qui recouvre le houiller à Bernissart, près de Tournay, les débris de vingt-deux squelettes d'*Iguanodon* (*I. bernissartensis*). Deux de ces squelettes ont été montés pour le musée de Bruxelles. Ces animaux, étudiés surtout par M. Dollo, atteignaient une dizaine de mètres de long. Lorsqu'ils se tenaient debout. ce qui était certainement leur habitude, comme l'inc quent leurs membres postérieurs allongés et leur énorm queue, ils étaient hauts de $4^{m},50$.

Les dents des *Iguanodons* sont caractéristiques. Ell

sont comprimées en forme de spatules, leurs bords sont denticulés et elles présentent, en outre, des plis longitudinaux (fig. 155). Elles ressemblent aux dents des Lézards appelés Iguanes et devaient servir à broyer des végétaux. Il n'y a pas de dents sur les prémaxillaires. Les pattes de devant, relativement courtes, présentent cinq doigts; le pouce est réduit et forme une sorte d'ergot qui devait servir d'arme défensive. Aux pattes de derrière, d'une grosseur extraordinaire, il y a trois orteils dont les phalanges unguéales devaient porter des sabots. Il y a, en outre, un rudiment de premier orteil. Le fémur est très long. Il présente une crête puissante (troisième trochanter) comme chez les Palmipèdes où elle sert de point d'insertion au muscle coxo-fémoral qui produit les mouvements latéraux de la queue; un autre muscle (ischio-fémoral) s'insère à cette crête. Cette disposition devait exister aussi chez les *Iguanodons* où la queue est puissante. Cette crête n'a rien de commun avec le troisième trochanter des Mammifères. Dollo appelle cette apophyse le quatrième trochanter et la crête qui le surmonte, crête épitrochantérienne. Le sternum des *Iguanodons* est pair. Le sacrum est formé de cinq ou six vertèbres soudées. La station bipède devait permettre à l'animal d'observer, grâce à son long cou, ses ennemis carnassiers. Il devait fréquenter les marécages, comme le montrent les traces de palmures que présentent

Fig. 155. — Dent d'Iguanodon.

certaines empreintes. Sa queue devait lui servir de balancier.

D'autres Ornithopodes, voisins des *Iguanodons*, sont l'*Hypsilophodon* et le *Camptosaurus* dont le sternum est impair.

On trouve très souvent sur les grès triasiques du Connecticut des empreintes tridactyles. On les a d'abord rapportées à des oiseaux sous le nom d'*Ornitichnites*

Fig. 156. — Empreintes d'Ornitichnites sur une plaque de grès (on voit aussi les empreintes de gouttes de pluie,.

(fig. 156). Tel est le genre d'empreinte appelé *Brontozoum* qui a $0^m,43$ de long; il y a un intervalle de $1^m,35$ entre les empreintes des deux pattes. Il est probable qu'il s'agit de traces de Dinosauriens et non d'Oiseaux. Suivant Marsh, on voit souvent en avant des empreintes

des pattes de derrière, celles plus faibles des petites pattes de devant, ce qui montre que ces traces sont celles d'un quadrupède reposant parfois ses membres antérieurs sur le sol.

On voit par ce qui précède que les Dinosauriens forment un groupe varié présentant des caractères aviens, qui le font regarder comme ayant une parenté réelle avec les Oiseaux. Quant à la phylogénie elle-même de ce groupe, elle est encore douteuse. Il est probable, toutefois, que les Ornithopodes et les Stégosaures tirent leur origine des Théropodes, par différenciation progressive des membres et par modification du bassin.

CHAPITRE XIV

LES VERTÉBRÉS

— Suite —

OISEAUX

Origine des Oiseaux. Formes reptiliennes. Archæopteryx. Oiseaux dentés crétacés. Oiseaux tertiaires et quaternaires ; 1° Ratitæ ; 2° Carinatæ. Evolution des Oiseaux.

Origine des Oiseaux. — Nous avons vu dans le chapitre précédent que les Dinosauriens présentent avec les Oiseaux des relations étroites. Huxley le premier attira l'attention sur ces rapports et donna aux Dinosauriens le nom d'*Ornithoscélides* pour exprimer ces analogies de ructure. Le bassin des Dinosauriens comme nous vons vu rappelle beaucoup celui des Oiseaux, et il en t de même des membres postérieurs. Le tarse n'a de pports chez les Ornithopodes qu'avec le tibia, comme

chez les Oiseaux; les métatarsiens et les doigts présentent la disposition avienne. Les métatarsiens sont généralement libres, mais chez le *Ceratosaurus* ils sont soudés en grande partie, et chez les Oiseaux très jeunes (Autruche, Manchot) ils existent en partie séparés. En bas du tibia se trouve un os appelé astragale, qui n'est peut-être qu'une épiphyse du tibia; chez les jeunes Oiseaux marcheurs il y a un os semblable. Le fémur des oiseaux présente à la partie inférieure une tubérosité qui sépare les facettes articulaires du tibia et du péroné. Elle existe chez les Dinosauriens à l'exclusion des autres reptiles. Le troisième trochanter (ou quatrième trochanter) de l'Iguanodon se retrouve chez les Palmipèdes. Rappelons enfin les os souvent creux des Dinosauriens. Tous ces caractères témoignent de la parenté des deux groupes. Il faut penser que le type oiseau dérive des Dinosauriens ou que les deux types sortent d'ancêtres communs.

Formes reptiliennes. Archæopteryx. — Il existe d'ailleurs un intermédiaire entre les Reptiles et les Oiseaux: c'est l'*Archæopteryx lithographica* (fig. 157), découvert dans les schistes lithographiques de Solenhofen (jurassique supérieur). De Meyer, en 1860, trouva d'abord une seule plume, puis en 1861, on découvrit un squelette qui est exposé à Londres. Enfin en 1877 on trouva un second squelette plus complet qui a été acheté par le musée de Berlin. Il a été étudié par Dames.

L'animal atteint la grosseur d'un corbeau de forte taille. Ce qui frappe d'abord, c'est la structure de la queue. Tandis que chez les Oiseaux actuels la queu u croupion se compose d'un très petit nombre de vertè s et porte un bouquet de plumes, celle de l'*Archæopt x* est longue et formée de vingt vertèbres portant s

plumes disposées par paires. Cette queue de Lézard emplumée a fait créer pour l'*Archæopteryx* un ordre à

FIG. 157. — *Archæopteryx lithographica.*

part, celui des *Saurura*. Les membres antérieurs qui sont emplumés portent trois doigts se terminant par des griffes recourbées. Les membres postérieurs présentent quatre métatarsiens dont trois sont soudés; les quatre doigts portent respectivement deux, trois, quatre,

cinq phalanges. Les os du bassin sont distincts. On voit que l'Archæopteryx présente des caractères de fœtus, ou de l'oiseau très jeune. En effet, la queue d'une jeune Autruche est formée de vertèbres distinctes, et d'après Parker, l'os en forme de soc de charrue du Canard, au sortir de l'œuf, comprend dix segments; de même chez la jeune Autruche les métacarpiens sont distincts et portent des phalanges. Enfin chez les oiseaux très jeunes les os du bassin sont distincts comme chez l'*Archæopteryx*.

Les vertèbres sont biconcaves, les côtes ne présentent pas d'apophyses récurrentes. Il y a un large sternum. L'humérus ressemble tout à fait à celui des Oiseaux. Il en est de même de la tête pourvue d'un anneau sclérotical. Il y avait des dents implantées dans des alvéoles.

Les plumes de l'*Archæopteryx* sont bien conformées, avec un axe et des barbules. Le reste du corps en était probablement dépourvu. L'*Archæopteryx* était probablement un animal grimpeur se servant de ses membres antérieurs emplumés comme de parachute plutôt que comme de véritables ailes.

Oiseaux dentés crétacés. — Marsh a trouvé dans le crétacé moyen d'Amérique (couches à *Pteranodon* du Kansas) de véritables Oiseaux mais pourvus de dents. Il leur a donné le nom d'*Odontornithes*. Ils se partagent en *Odontolcæ* et en *Odontormæ*. Les premiers présentent des dents simplement implantées dans une rainure commune; les seconds ont des alvéoles séparées.

Le type des *Odontolcæ* est l'*Hesperornis reg*
(fig. 158). Il avait la taille du Cygne, mais ressemb
plutôt aux Pingouins actuels; les ailes sont atrophiées
sternum est dépourvu de carène. La queue rappelle c

du Castor ; elle présente douze vertèbres dilatées latéralement et formant une sorte de palette horizontale. Les pattes sont fortes et devaient servir à la natation; le fémur est court et ramassé, le pied est muni de quatre doigts. Le bec est pointu ; la mandibule inférieure présente deux branches réunies par une articulation cartilagineuse Elle porte trente-trois dents de chaque côté implantées dans une rainure. La mâchoire supérieure n'a de dents que sur les maxillaires; les prémaxillaires qui forment la pointe du bec en sont dépourvus. Ces dents sont coniques, leur pointe est dirigée en arrière. On trouve latéralement des dents de remplacement. Les os ne sont pas pneumatiques. Le corps n'était couvert que de plumes très fines. On a pris le moule du cerveau ; les hémisphères étaient petits, les lobes optiques et le cervelet étaient relativement grands. L'*Hesperornis* était évidemment aquatique et incapable de voler.

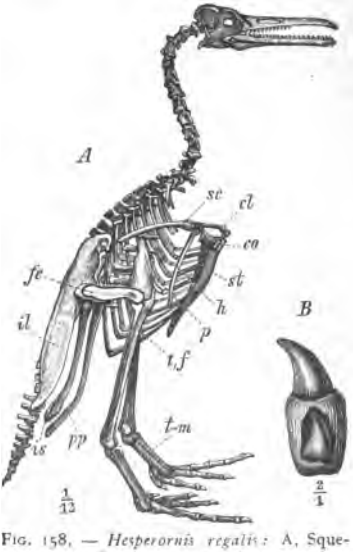


Fig. 158. — *Hesperornis regalis* : A, Squelette ; B, dent et germe dentaire.

L'*Ichthyornis victor* était très différent de l'*Hesperornis*. a taille était celle du Pigeon. Les vertèbres sont biconaves comme celles des Poissons. Les dents sont placées ans des alvéoles séparées et leur remplacement se aisait verticalement.

Les ailes sont puissantes, le sternum est pourvu d'un bréchet développé, enfin les os sont pneumatiques. Il s'agit ici d'un Oiseau bon voilier, voisin des Mouettes.

Oiseaux tertiaires et quaternaires. — 1° *Ratitæ.* — Les Oiseaux dépourvus de bréchet ou *Ratitæ* se montrent dès le crétacé avec l'*Hesperornis*, mais ils sont surtout représentés à partir du tertiaire. Ils diffèrent peu des genres actuels :

A l'époque actuelle se trouve à la Nouvelle-Zélande un oiseau, l'*Apteryx* ou Kivi dépourvu de bréchet et dont les ailes très courtes sont cachées sous les plumes du corps. Il représente un groupe aujourd'hui disparu, celui des *Dinornis* dont on trouve des restes nombreux dans les dépôts les plus récents de la Nouvelle-Zélande. Les *Dinornis* ou *Moas* (fig. 159) pouvaient atteindre $3^{m},50$ de haut *(D. giganteus)*, les plus petits ont 1 mètre (*D. parvus*). Les pattes très fortes avaient trois doigts munis de fortes griffes. Les extrémités antérieures étaient complètement atrophiées. Les os ne sont pas pneumatiques. Le sternum large est analogue à celui de l'Apteryx; le crâne est court, tandis que l'Apteryx a un bec allongé. Ces Oiseaux d'après les traditions néo-zélandaises n'ont été détruits qu'à une époque relativement récente; d'ailleurs on trouve souvent encore des débris de leurs œufs, ce qui montre que ces animaux n'ont disparu que depuis peu. Ces œufs sont trois fois gros comme ceux des Autruches.

L'*Æpyornis* de Madagascar est encore peu connu, mais semble analogue aux Dinornis par la taille et la massi veté de ses os; ses œufs assez abondants dans le qua ternaire de Madagascar, avaient une capacité de hui litres et valaient six œufs d'Autruche.

Oiseaux tertiaires et quaternaires. — 2° *Carinatæ.* — Les Oiseaux pourvus d'un bréchet ou *Carinatæ* commencent avec l'*Ichthyornis* dans le crétacé et se développent dans le tertiaire. On les répartit facilement dans

Fig. 159. — *Dinornis parvus*: A, Squelette; B, tarse-métatarse avec articulation des doigts.

les groupes aujourd'hui existants. Leurs débris ne sont jamais très nombreux. Les gisements les plus riches sont le gypse de Montmartre, celui d'Aix, les couches miocènes d'Auvergne et de Suisse. Outre les ossements on trouve parfois des empreintes de plumes, par exemple dans les couches d'Œningen. Certaines espèces trouvées dans ces dépôts vivent actuellement sous des latitudes plus méridionales, ainsi le Phénicoptère ou

Flamant qui se rencontre dans le calcaire d'eau douce d'Auvergne.

D'autres espèces ont complètement disparu; telles sont celles du genre *Gastornis*. Les restes d'un grand Oiseau furent d'abord trouvés par Gaston Planté dans l'argile plastique de Meudon. On l'appela *Gastornis parisiensis*. Des débris plus complets furent découverts par M. Lemoine dans les couches cernaisiennes (éocène inférieur) près de Reims. L'Oiseau était de grande taille, il avait quatre doigts. Les ailes étaient petites, mais cependant plus développées que celles de l'Autruche. Le crâne est remarquable par ce fait que les sutures sont persistantes comme chez les jeunes Autruches. Les mâchoires présentent des dépressions qui rappellent les alvéoles des Reptiles, mais on n'a pas encore trouvé de dents en place. On ne peut donc pas affirmer que le *Gastornis* était denté. L'espèce de Cernay a été appelée *G. Edwardsii*. Par la structure de sa jambe le *Gastornis* rappelle les *Anatidæ* (Canards, Oies, Cygnes) et notamment le *Cereopsis Novæ Hollandiæ*.

L'*Odontopteryx toliapicus* du même gisement est caractérisé par les dentelures du bec qui rappellent celle du Harle actuel *(Mergus)*.

Le *Dronte (Didus ineptus)* ou Dodo de l'île Maurice a disparu à l'époque actuelle. On l'a découvert en 1598, et un siècle après il avait été complètement détruit. Le Dronte était un oiseau de la grosseur du Dindon, à pattes courtes et fortes. Ses ailes rudimentaires ne lui permettaient pas de voler. Il n'était couvert que de duvet. Le bec était fort et crochu. On le rapproche des Pigeons.

Evolution des Oiseaux. — D'après ce qui précède il faut regarder les oiseaux comme un rameau détaché des

Dinosauriens. Les *Saurura (Archæopteryx)* en sont les premiers représentants. Il est difficile toutefois d'y rattacher les Oiseaux actuels. On admet généralement que les *Saurura* ont fourni deux branches, les *Odontolcæ (Hesperornis)* et les *Odontormæ (Ichthyornis)*. Les *Ratitæ* dériveraient des premiers et les *Carinatæ* des seconds.

Suivant d'autres auteurs, entre autres Fürbringer, les *Ratitæ* ne constituent pas un groupe primitif. Les premiers Oiseaux seraient les *Carinatæ* et les *Ratitæ* seraient de leurs descendants qui auraient perdu la faculté de voler. Les Autruches descendraient des Palmipèdes, les Casoars des Echassiers. Les *Dinornis* et *Apteryx* se rattacheraient aux Gallinacés, et les *Gastornis*, les *Hesperornis* aux Palmipèdes. En somme les *Ratitæ* seraient un groupe artificiel composé de formes très différentes modifiées dans des directions convergentes.

CHAPITRE XV

LES VERTÉBRÉS

— Suite —

MAMMIFÈRES

Origine des Mammifères. Mammifères secondaires. Leurs gisements. Affinités des Mammifères secondaires : *Pantotheria* et *Allotheria*. Monotrèmes. Marsupiaux. Insectivores. Chauves-Souris. Rongeurs. Carnassiers : 1° Formes anciennes. Les Créodontes. 2° Mustélidés et Viverridés. 3° Hyaenidés. 4° Canidés. Leur double origine. Origine des chiens domestiques. 5° Ursidés. 6° Félidés. Pinipèdes. Leur origine.

Origine des Mammifères. — Nous avons vu que certains Reptiles permiens et triasiques, les Théréodontes, présentent quelques caractères de Mammifères. Ce sont

les seuls Reptiles qui soient hétérodontes : ils possèdent des incisives, des canines, des molaires comme les Mammifères. D'autre part les Mammifères actuels les plus inférieurs, comme l'Ornithorynque, l'Echidné, qui forment l'ordre des Monotrèmes ont des caractères reptiliens bien nets. L'humérus et le fémur sont presque horizontaux, il y a un épisternum, l'os coracoïdien est complet et articulé avec le sternum, le corps calleux est très petit. Il y a comme chez les Reptiles un cloaque où s'ouvrent le rectum, les conduits urinaires et les conduits génitaux. On peut encore indiquer des ressemblances dans les columelles, l'os carré, le mode d'articulations des pieds postérieurs. De plus le caractère mammifère est peu développé : les glandes mammaires sont dépourvues de mamelon. Enfin récemment Caldwell a prouvé que l'Ornithorynque pond de véritables œufs entourés d'une coquille. Ils se développent en dehors du corps de la mère; ils sont méroblastiques comme ceux des Reptiles. L'Echidné pond aussi des œufs.

Poulton a constaté que le jeune Ornithorynque présente dans ses mâchoires de véritables dents qui s'atrophient plus tard. Tous ces faits ont conduit les paléontologistes à admettre que les Monotrèmes descendent directement des Reptiles. Mais en est-il de même de tous les Mammifères ? Depuis longtemps déjà Huxley et Balfour ont émis l'hypothèse que les Mammifères descendent des Amphibiens. Suivant eux ces Vertébrés auraient fourni deux branches distinctes : les Reptiles d'une part et d'autre part des formes primitives *(Promammalia* ou *Hypotheria)* d'où seraient sortis les Mammifères. Les Mammifères ont en effet deux condyles comme les Amphibiens, et les os marsupiaux des Monotrèmes et des

Marsupiaux seraient les équivalents des épipubis ou prépubis des Urodèles.

Mivart a fait remarquer récemment que les dents trouvées depuis peu chez les Ornithorynques n'ont pas la forme conique de celle des Reptiles. Ce sont de vrais dents de Mammifères. Les molaires présentent deux cuspides sur le bord externe et quatre ou cinq petites cuspides sur le bord interne. Suivant lui, les Monotrèmes et les autres Mammifères descendraient de deux souches distinctes. Les Monotrèmes dériveraient directement des Reptiles et par un phénomène de convergence, comme on peut en citer beaucoup, les deux branches distinctes des Mammifères auraient évolué de la même manière au point de vue de la dentition. Un argument en faveur de la double origine des Mammifères se trouve dans la différence des glandes mammaires chez les Monotrèmes et les autres Mammifères. D'après Gegenbaur, celles des premiers seraient des glandes sudoripares modifiées, et les glandes mammaires des Mammifères supérieurs résulteraient de la modification de glandes sébacées.

Mammifères secondaires. — Leurs gisements. — Les Mammifères ne se montrent qu'à partir de l'époque secondaire; mais ils sont encore assez rares dans les couches mésozoïques. Le plus ancien a été trouvé dans le trias du Karoo dans l'Afrique

Fig. 163. — Mâchoire inférieure de *Dromatherium sylvestre*.

ıstrale; c'est le *Tritylodon longævus*. Il y est associé aux eptiles Thériodontes. Le trias de la Caroline du Sud a ›urni une demi-mandibule dont on a fait l'espèce *›romatherium sylvestre*.

On a trouvé des restes de Mammifères dans le rhétien de Souabe et aussi en Angleterre, à Frome (Somerset). Ces débris sont des dents polycuspides et biradiculées, auxquelles on a donné le nom de *Microlestes antiquus*.

Le calcaire de Stonesfield, près d'Oxford (bathonien) a fourni des mandibules d'*Amphitherium Broderipi, Phascolotherium Bucklandi, Stereognathus oolithicus*.

Les couches de Purbeck (île de Purbeck et côte du Dorsetshire) ont fourni onze genres de Mammifères qui ont bien été étudiés par Orven, entre autres les *Plagiaulax*, les *Triconodon* et les *Spalacotherium*. Dans tous ces genres les molaires sont denticulées et parfois même assez compliquées, sauf le *Stylodon* dont les dents sont simples.

Les gisements qui ont fourni jusqu'ici le plus de documents sur les Mammifères secondaires sont les couches à *Atlantosaurus* du jurassique supérieur d'Amérique. La principale localité est le Wyóming sur le versant ouest des montagnes Rocheuses; vient ensuite le Colorado. De ces gisements Marsh a retiré un grand nombre d'ossements variés appartenant à plusieurs centaines d'individus. Ils appartiennent à plus de vingt-cinq espèces réunies en une quinzaine de genres.

Jusqu'ici on n'a pas découvert de Mammifères crétacés. Cope a trouvé une espèce qu'il a appelée *Meniscoessus conquistus* dans le groupe de Laramie ou Lignitic-group du Wyoming, qui fait transition entre le crétacé et l'éocène.

Affinités des Mammifères secondaires. — Panthotheri et Allotheria. — Les Mammifères secondaires sont d très petite dimension; d'après les débris trouvés et q sont surtout des mâchoires inférieures, ils avaient la tail

de Rats ou de petits Insectivores. Le plus grand de tous provient du trias de l'Afrique australe; c'est le *Theriodesmus*, qui d'après Seeley avait la taille du Glouton.

Un fait remarquable est le grand nombre des dents de ces Mammifères. Ainsi le *Dromatherium sylvestre* de la Caroline présente pour la moitié de la mandibule trois incisives, une canine, trois prémolaires pointues et sept molaires tricuspidées. En admettant le même nombre de dents pour la mâchoire supérieure, on en trouverait cinquante-six, nombre dépassé par l'*Amphitherium* où il y en a soixante-quatre. Ce nombre considérable de dents éloigne des Mammifères supérieurs où il y a au plus quarante-quatre dents; et rappelle les Reptiles. Chez les Marsupiaux actuels il y a aussi un grand nombre de dents; il y en a cinquante chez l'Opossum.

Les molaires sont pointues, denticulées, et ressemblent surtout à celles des Insectivores.

Les *Plagiaulax* cependant ont des dents particulières. La mâchoire inférieure (fig. 161) présente quatre pré-

Fig. 161. — Mâchoire inférieure de *Plagiaulax Becklesii*.

molaires dont la couronne montre des sillons transversaux, à la suite viennent deux molaires tuberculeuses. Ces prémolaires en forme de scie se retrouvent chez le genre *Ctenacodon* du jurassique d'Amérique; il y a aussi des molaires tuberculeuses et de plus des dents

tranchantes ont été trouvées à la mâchoire supérieure, opposées aux prémolaires. Il est probable que les *Plagiaulacidés* avaient une nourriture variée, animale et végétale. Il est possible même, comme le pense Marsh, qu'il y ait eu changement graduel dans la nourriture. En effet, au *Plagiaulax* succède dans l'éocène le *Neoplagiaulax*, où il y a seulement une prémolaire et à la suite deux tuberculeuses, enfin à l'époque actuelle, on trouve le Kangouroo-Rat *(Hypsiprymnus penicillatus)* qui présente à la suite d'une prémolaire sillonnée quatre tuberculeuses. Ce Marsupial herbivore paraît être le descendant actuel des Plagiaulacidés. Ainsi, l'alimentation d'abord variée serait devenue exclusivement herbivore et il y aurait eu une adaptation correspondante de la dentition.

On regarde généralement les Mammifères secondaires comme des Marsupiaux, mais suivant d'autres naturalistes, leurs affinités seraient beaucoup moins simples.

Les premiers, ainsi que M. Gaudry, donnent comme argument en faveur des affinités marsupiales les faits suivants :

1° L'angle de la mâchoire inférieure est recourbé vers le dedans, comme chez les Marsupiaux. C'est ce qu'on peut constater chez le *Plagiaulax*, le *Triconodon*, le *Spalacotherium*.

2° Les molaires rappellent par leurs formes celles des Marsupiaux. Ainsi les *Plagiaulax* rappellent les Kangouroos-Rats ou Bettongias *(Hypsipsymnus)*, les *Triconodon*, les Myrmécobies, le *Curtodon* (ou *Kurtodon)* Wombat.

3° Les molaires sont très nombreuses comme chez Marsupiaux. Il peut y en avoir dix sur chaque moitié

la mandibule *(Spalacotherium)* et même onze *(Curtodon)* ou douze *(Amphitherium)*. Il y en a neuf chez les Myrmécobies. Les Placentaires n'en ont pas plus de sept.

4° Les arrière-molaires sont semblables, ce qui n'arrive que chez les Insectivores et les Marsupiaux.

5° Il y a peu de dents de remplacement, ce qui rapproche encore des Marsupiaux, le seul Mammifère secondaire où l'on ait reconnu une dent de remplacement est le *Triconodon serrula*.

M. Marsh divise les Mammifères secondaires en deux groupes. La plupart se rangent dans le groupe des *Pantotheria*, auquel Marsh donne comme caractères distinctifs les suivants : les hémisphères sont lisses, la mâchoire inférieure ne présente pas d'inflexion, le condyle est vertical ou arrondi, mais pas transverse, il n'y a pas de symphyse à la mandibule, les canines ont une racine bifide, les prémolaires et les molaires sont imparfaitement différenciées ; il y a un nombre de dents excédant ou égalant le nombre normal quarante-quatre (exception pour le *Paurodon)*. Les principaux genres sont : *Dromatherium* (trias), *Triconodon*, *Amphitherium*, *Dryolestes*, *Stylodon*, *Curtodon*.

Les autres genres : *Plagiaulax*, *Allodon*, *Bolodon*, *Ctenacodon*, *Microlestes*, forment le groupe des *Allotheria*. L'angle de la mâchoire inférieure présente le rentrant caractéristique des Marsupiaux ; les dents sont bien au-dessous du nombre normal. Les canines sont transformées en incisives, les prémolaires et les molaires sont spécialisées, les prémolaires sont comprimées latéralement et sillonnées en forme de scie, les molaires sont tuberculeuses.

D'après Marsh, les *Pantotheria* sont la souche des

Mammifères Placentaires, et les Insectivores sont ceux qui s'éloignent le moins du type primitif. Les *Allotheria* sont la souche des Marsupiaux. Ainsi, les Aplacentaires et les Placentaires seraient séparés dès le commencement des temps secondaires et proviendraient de deux branches indépendantes. Celles-ci seraient sorties de formes ovipares inconnues que Marsh appelle les *Hypotheria*. Ceux-ci pourraient avoir eux-mêmes, d'après ce que nous avons dit, une double origine.

Monotrèmes. — Les Monotrèmes sont évidemment les représentants actuels les plus directs des *Hypotheria*. Ce sont des Mammifères dont les affinités reptiliennes sont manifestes.

Nous avons déjà rappelé diverses particularités de leur squelette et leur oviparité. Ils ont de commun avec les Marsupiaux une paire d'os (os marsupiaux ou épipubis) qui se dirigent en avant et sont fixés sur le bord antérieur de l'arcade pubienne. Ces os, dont la signification morphologique est encore très douteuse, ne suffisent pas pour prouver une parenté directe avec les Monotrèmes et les Marsupiaux. Mais il est impossible de regarder les Monotrèmes comme un type primitif. S'ils sont les alliés les plus proches des *Hypotheria* hypothétiques, ils ont subi toutefois de nombreuses modifications. Tandis que chez les Mammifères les plus anciens, les dents sont très nombreuses, il n'en existe pas chez les Monotrèmes; de plus, Poulton, comme nous l'avons déjà dit, a récemment trouvé des germes dentaires dans la mâchoire d'un jeune Ornithorhynque, ce qui mon
que, si les Monotrèmes adultes n'ont pas de dents, ils
sont édentés que par régression. On peut encore no
comme indices de modifications profondes les plaq

cornées de la bouche de l'Ornithorhynque, la langue allongée et le cerveau relativement grand et pourvu de circonvolutions de l'Échidné.

Marsupiaux. — Les Mammifères les plus anciens se rapprochant des Marsupiaux actuels sont les *Plagiaulacidés,* dont Marsh fait le groupe des *Allotheria*. Le genre *Plagiaulax* existe dans le jurassique supérieur (Purbeck), le genre *Ctenacodon,* qui en est très voisin, a été trouvé dans les couches jurassiques d'Amérique. Ce groupe a été retrouvé dans l'éocène inférieur d'Europe et d'Amérique. M. Lemoine a découvert dans l'éocène inférieur de Cernay le *Neoplagiaulax*, dont il a distingué plusieurs espèces *(N. eocænus, N. Copei).* Il y a une seule grosse prémolaire sillonnée. Chez le *Ptilodus mediævus* des couches de Puerco (Nouveau-Mexique), il y a deux prémolaires. Récemment, M. Ameghino a découvert dans les couches éocènes du Rio-de-Santa-Cruz, en Patagonie, des formes alliées aux *Plagiaulax*. Il en a fait les genres *Abderites* et *Acdestis*. Tous les *Plagiaulacidés* se rapprochent d'espèces vivantes. Les dents sillonnées se retrouvent chez les *Hypsiprymnus* (Kangouroo-Rat), comme nous l'avons déjà indiqué; les genres *Acdestis* et *Abderites* paraissent se rapprocher davantage de certains Phalangers de la Nouvelle-Guinée. On doit rattacher encore aux Plagiaulacidés le *Thylacoleo carnifex* du quaternaire d'Australie. Cet animal, qui avait la grosseur du Lion, a pour formule dentaire $^{3}\text{-}\,i + \frac{1}{0}\,c + \frac{3}{3}\,pm + \frac{1}{2}\,m$. La dernière prémo-
ıre prend un développement considérable, devient
anchante et ressemble à la dent carnassière des Félidés.
l ·s arcades zygomatiques sont très larges, ce qui indi-

que l'existence de muscles temporaux puissants. L'animal était sûrement carnassier, comme le pense Owen, et non pas herbivore, comme l'ont soutenu Falconer et Flower, à cause des ressemblances que présente le squelette avec celui des Kangouroos, entre autres le grand développement des incisives et la ressemblance de la grande prémolaire avec celle de l'Halmature *(Macropus Benetti)*. En résumé, la famille des Plagiaulacidés paraît avoir fourni un grand nombre de formes marsupiales ; elle a disparu de bonne heure dans l'ancien et le nouveau continent, mais s'est perpétuée jusqu'à nos jours (quaternaire) en Australie.

Dans le quaternaire du même pays on a découvert aussi des espèces herbivores. Tel est le *Diprotodon*

Fig. 162. — Crâne de *Diprotodon australis.*

australis (fig. 162), dont le crâne mesure un mètre de long. La grosseur devait être celle du Rhinocéros. Les premières incisives en haut et en bas sont énormes dépourvues de racine ; elles étaient à croissance continu Les molaires présentent deux collines transversale comme celles des Kangouroos. D'après Owen, le *Dipr*

todon devait être une sorte de Kangouroo gigantesque non organisé pour le saut. A côté de lui se trouve le *Nototherium*, également quaternaire, un peu plus petit et dont les incisives sont moins fortes.

Les *Didelphys* (Sarigues) ont le gros orteil opposable; les dents sont nombreuses et les molaires rappellent celles des Insectivores. Ce caractère est encore plus net chez le genre *Peratherium* de l'éocène supérieur, très voisin du genre *Didelphys*. Il est représenté dans le gypse de Montmartre *(P. Cuvieri)* et dans les phosphorites du Quercy.

Insectivores. — *Leur origine*. — Nous avons déjà dit que les Insectivores sont les Mammifères placentaires qui se rapprochent le plus des *Pantotheria*. Les *Amphitherium*, *Dryolestes*, etc., du jurassique, rappellent beaucoup les Insectivores actuels.

Dans l'éocène inférieur apparaissent un grand nombre de genres. Le plus ancien est l'*Adapisorex* découvert par M. Lemoine dans les couches de Cernay, près de Reims; l'animal est caractérisé par la forme allongée de son maxillaire inférieur presque complètement dépourvu d'apophyse coronoïde, le développement spécial de sa quatrième prémolaire et la disposition cupuliforme des arrière-molaires dont la troisième manque de talon.

L'éocène du Wasatch, dans l'Amérique du Nord, a fourni à M. Cope les genres *Ictops*, *Leptictis*, *Esthonyx*, qui ont bien une dentition d'Insectivore. Cope regarde le genre *Esthonyx* comme la souche des Hérissons. 'Amphidozotherium des phosphorites du Quercy est le lus ancien représentant des Talpidés. Mais c'est à partir ı miocène qu'on trouve les genres actuels. Le genre rinaceus (Hérisson) se rencontre dans le miocène d'Au-

vergne, du Puy, de Sansan; le genre *Sorex* (Musaraigne) se trouve également à Sansan; le genre *Talpa* est assez commun au Puy.

Un fait remarquable, c'est que les Insectivores font complètement défaut dans l'Amérique du Sud et en Australie; ils y sont remplacés par les Marsupiaux semi-Insectivores, comme les Myrmicobies en Australie et les Sarigues en Amérique.

Chauves-Souris. — Les Chauves-Souris ressemblent trop aux Insectivores par leur dentition pour ne pas en être dérivées. Il faut les regarder comme des Insectivores qu'une modification des doigts antérieurs a adaptés au vol. Les plus anciens Cheiroptères remontent à l'éocène le plus supérieur et à l'oligocène. On a trouvé le genre *Vespertilio* dans le gypse de Montmartre. De même, M. de Saporta a trouvé à Aix en Provence, dans le gypse des débris de Chauves-Souris *(Vespertilio aquensis)* avec indices de la membrane. L'aile est toute semblable à celle des Chauves-Souris actuelles.

Rongeurs. — Leur origine. — Leur évolution. — Les Rongeurs n'apparaissent guère qu'à l'éocène supérieur. Ils sont probablement dérivés d'anciens Insectivores. Un argument en faveur de l'origine des Rongeurs considérée comme provenant des Insectivores, par suppression des canines, c'est que le Lémurien, appelé Aye-Aye *(Cheiromys madagascariensis)*, a des canines au début, puis prend une dentition de Rongeurs. Ce qui se produit aujourd'hui a pu se produire également dans les périodes géologiques.

La forme ancienne la plus rapprochée des Rongeurs actuels est le *Tillotherium* de l'éocène du Wyoming. Cet animal possédait en haut et en bas deux grands

incisives à croissance continue, derrière lesquelles s'en trouvaient deux autres plus petites. Il y avait de petites canines ; à la suite venaient cinq ou six molaires tuberculeuses. Le *Tillotherium* devait avoir la taille du mouton. Il faut probablement le regarder comme la souche des Rongeurs.

Les genres actuels se montrent aux époques oligocène et miocène. Tels sont les genres *Sciurus* (Écureuil), *Myoxus* (Loir), *Arctomys* (Marmotte). Dès l'éocène supérieur, ce groupe des Sciuromorphes était représenté par un genre voisin des Marmottes : *Plesiarctomys* (Saint-Ferréol).

Le genre *Steneofiber* du miocène inférieur de l'Allier représente les Castoridés.

Le *Cricetodon* avec 4/4 molaires a été trouvé dans le miocène de Sansan. Il ressemble plus pour ses molaires aux Hamsters *(Cricetus)* qu'aux Rats. On le regarde comme la forme primitive des Muridés.

M. Gaudry a trouvé des Porcs-Épics *(Hystrix primigenia)* dans le miocène supérieur de Pikermi.

Les Léporiens sont remarquables par la présence de deux petites incisives derrière les grandes incisives supérieures. Ils se montrent déjà dans l'oligocène, où ils sont représentés par le genre *Palæolagus*. Le Lièvre *(Lepus)* se trouve en Amérique dès le miocène et en Europe seulement au pliocène. Le *Lagomys* de la Sibérie se trouve dans le miocène d'Œningen. On en rapproche le genre *Titanomys* du miocène qui diffère des *Lagomys* par la suppression de la dernière molaire, qui est d'ailleurs très petite chez les *Lagomys*. Le nombre des molaires chez les Lagomorphes ou Léporiens est plus élevé $\left(\frac{5-6}{4-5}\right)$

que chez les autres Rongeurs. A cause de ce fait et de la présence d'une seconde paire d'incisives supérieures rudimentaires, O. Schmidt les regarde comme une branche indépendante ayant une origine distincte.

Un fait assez curieux, c'est que les Caviidés (Cobaye, Cabiai), aujourd'hui confinés dans l'Amérique du Sud, se trouvent à l'état fossile dans les phosphorites du Quercy *(Nesokerodon)*. Il en est de même des Chinchillidés que représente dans l'oligocène européen l'*Archæomys*. Cette famille, qui ne comprend plus que des animaux de petite taille, a des représentants de taille gigantesque dans l'oligocène du Parana. Les *Megamys* atteignaient la grosseur d'un Tapir et même d'un Hippopotame *(M. Burmeisteri)*.

Carnassiers. — 1° Formes anciennes. — Créodontes. — Les Carnassiers sont représentés dès l'éocène, mais ils débutent par des formes assez différentes des genres actuels. Cope leur donne le nom de *Créodontes;* elles ont des affinités indiscutables avec les Insectivores et il les range ensemble dans son groupe des *Bunotheria*. Les maxillaires sont allongés; la formule dentaire générale est $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3.}{3.\ 1.\ 4.\ 3.}$; toutes les molaires sont semblables; il n'y a pas de carnassière différenciée. L'aspect général rappelle les Marsupiaux carnassiers, mais les Créodontes en diffèrent immédiatement par une dentition de lait complète. Ils sont pentadactyles et plantigrades. Ces animaux ont été trouvés abondamment par Cope dans l'éocène de Puerco, au Nouveau-Mexique. Ils sont aussi représentés en Europe dans l'éocène et l'oligocène.

Ceux qui présentent les caractères les plus anciens

constituent la famille des *Proviverridés*. Ils ont donné naissance à tous les autres. Là se trouvent les *Proviverra* des phosphorites ; la dentition rappelle celle des Marsupiaux carnivores appelés Dasyures. Il y a une crête sagittale. L'encéphale est très simple, comme on a pu le voir par un moulage de la boîte crânienne. Les hémisphères sont lisses et laissent à découvert les tubercules quadrijumeaux et le cervelet.

Les *Mésonychidés* ont encore quarante-quatre dents comme les précédents. Les molaires sont tuberculeuses. Le *Mesonyx ossifragus* du Wasatch devait, si l'on en juge par son crâne, égaler la taille des plus grands Ours gris ; les pattes de devant sont plus courtes que celles de derrière, la queue est longue et forte. L'animal devait être aquatique et se mouvoir à terre en sautant à la manière des Lapins.

Les *Hyænodontidés* se trouvent dans les deux hémisphères. Les molaires deviennent tranchantes, le nombre des dents diminue ; chez les *Hyænodon*, la dernière molaire supérieure devient rudimentaire. Ces animaux, communs dans les Phosphorites, pouvaient atteindre la taille d'un Ours. Le genre *Pterodon*, qui en est voisin, se trouve déjà dans le gypse de Paris. Il y a une prémolaire très forte, analogue à une carnassière. Ces animaux, comme l'indiquent leurs dents fortes et usées, devaient vivre à la manière des Hyènes, et broyer les os les plus durs.

Les *Arctocyons* ont une grande ressemblance avec les Ours par la forme tuberculeuse de leurs molaires, mais le cerveau est lisse et les palatins sont troués comme chez les Marsupiaux carnivores. L'*Arctocyon primævus* a été trouvé dans les grès de la Fère (éocène inférieur).

Enfin certains Créodontes font passage aux Carnassiers proprement dits. Ce sont les *Miacidés*, la quatrième prémolaire du haut et la première molaire du haut l'emportent sur les autres dents et deviennent des dents carnassières. Il faut y voir les formes originelles des véritables Carnivores.

2° *Mustélidés* et *Viverridés*. — Les familles de Carnassiers qui rappellent le mieux le type primitif sont celles des Mustélidés et des Viverridés qui existent dès l'oligocène. Elles sont bien représentées dans les phosphorites. Le premier Mustélidé est le *Plesiocyon* où le nombre des arrière-molaires est 2/3. Ensuite la dentition se modifie, comme l'a montré M. Filhol et la série *Ptesictis, Stenoplesictis, Palæoprionodon* nous conduit au genre *Mustela* (Marte) où le nombre des arrière-molaires est 1/2. Le genre *Mustela* se montre dès le miocène supérieur.

Les *Viverridés* présentent aussi de nombreuses espèces dès les phosphorites; le nombre des molaires est réduit à 2/2. La carnassière est très bien développée. La forme primitive paraît être le genre *Cynodictis* (chien-civette) où la formule des molaires est 2/3. Mais dans *C. intermedius*, la troisième molaire inférieure devient très petite; elle disparaît dans *C. viverroïdes*, et on a alors le type Civette *(Viverra)* avec 2/2. Déjà le *Cynodictis* rappelle les Canidés; il en est encore de même du *Cynodon*, où cependant la carnassière par son denticule interne, est celle de la Civette.

A leur origine, les trois familles des *Viverridés*, *Mustélidés* et *Canidés* sont très voisins l'une de l'autre. On peut regarder le genre *Cynodictis* comme leur souche commune. D'après M. Filhol, il aurait donné naissance

par le genre *Plesictis* aux Mustélidés ; il aurait directement fourni les Viverridés, enfin, par le *Cynodon*, il serait le progéniteur des Canidés.

3° *Hyænidés*. — Le genre *Ictitherium*, qui appartient à la famille des Viverridés, se rapproche d'autre part des Hyænidés par le grand développement de la carnassière et le peu d'importance de la dernière tuberculeuse. Il y a quatre doigts aux pattes de derrière comme chez les Hyènes. Ce genre existe dans le miocène supérieur de Pikermi. Il faut, avec M. Gaudry, le regarder comme la souche par laquelle les Hyænidés se sont séparés des Viverridés.

Les Hyènes caractérisées par le nombre des molaires : 1/1, débutant à Pikermi par le genre *Hyænictis* où il n'y a plus en haut qu'une seule tuberculeuse ; ensuite le genre *Hyæna* devient commun dans le pliocène et le quaternaire. L'Hyène des cavernes *(H. spelæa)* diffère à peine de l'Hyène tachetée *(H. crocuta)* du sud de l'Afrique.

4° *Canidés*. — *Leur double origine*. — Le genre Chien proprement dit, caractérisé par la formule dentaire $\frac{3}{3} i + \frac{1}{1} c + \frac{4}{4} p\, m + \frac{2}{3} m$, ne se montre qu'à partir du pliocène supérieur *(Canis etruscus* du Val d'Amo), mais il a des précurseurs dès le miocène et même l'oligocène.

En examinant le crâne et le squelette des Canidés, Huxley a été conduit à diviser le groupe en deux séries : la série *Alopécoïde* (Renard) et la série *Thooïde* (Chiens, Loups). M. Boule a récemment étudié le *Canis megamastoides* du pliocène moyen de Perrier. Par son crâne, il se rattache au Renard de nos pays, par la forme de ses membres il en est de même ; par la mandibule, il rappelle

les Renards américains *(C. cancrivorus, C. Azaræ,* etc.) et l'*Otocyon megalotis* ou Chien oreillard de l'Afrique Australe; enfin la dentition le rapproche des *Cynodictis*.

Il est probable que la série alopécoïde et la série thooïde sortent de souches différentes.

Les Renards ont pris naissance du *Cynodictis*, et les Chiens proprement dits sont sortis du genre *Amphicyon*. Ce genre, commun à Sansan, présente la formule dentaire des Chiens, mais l'animal est plantigrade, ce qui le rapproche des Ours. Ainsi la famille des Canidés nous offrirait un exemple de convergence; elle aurait une double origine et l'évolution de ses formes primitives aurait fourni en même temps que des Renards ou des Chiens proprement dits, d'une part les Viverridés et d'autre part les Ursidés. Le genre *Cuon* (Chien Buansu) de l'Inde a encore la dentition des Civettes. Il descend directement de *Cynodictis*.

Origine des Chiens domestiques. — Quant à l'origine des Chiens domestiques, elle est encore controversée. M. Boule a montré que, dès le pliocène, les Loups, les Chiens et les Chacals sont déjà distincts. Chacun de ces types a probablement fourni des races domestiques. Celles de l'ancien continent ont vraisemblablement pour souches, d'après Jeitteles, le Chacal *(C. aureus)*, le Loup indien *(C. pallipes)* et le Loup d'Égypte *(C. lupaster)*.

5° *Ursidés.* — Les Ursidés, comme nous venons de le voir, ont pour origine l'*Amphicyon*. Un genre qui fait transition entre ce dernier et le genre *Ursus* est *Hyænarctos* dont les molaires sont plus larges et plus basses. Il s trouve à Sansan dans le miocène et aussi dans l pliocène de Montpellier. De véritables Ours *(Ursus ar vernensis)* se montrent dans le pliocène d'Auvergne. Les

ossements d'Ours sont communs dans le quaternaire *(Ursus spelæus)*. L'Ours des cavernes était plus grand que nos Ours actuels; le crâne et les pattes étaient plus robustes. Il montre des analogies avec l'Ours gris actuel d'Amérique.

6° *Félidés*. — Les Félidés dérivent des Mustélidés. Il y a des intermédiaires entre les deux familles.

Le genre *Proælurus* est un trait d'union entre les Martes et les Chats. Il y a deux tuberculeuses supérieures, mais chez certaines espèces, il n'y en a plus qu'une comme chez les Chats; en même temps la carnassière prend un tubercule. On passe ainsi au genre *Pseudælurus* qui ne diffère du genre *Felis* que par la présence d'une petite prémolaire à la mandibule. Une autre forme de passage entre les Martes et les Chats est l'*Ælurogale* des phosphorites : il avait la taille d'une Panthère, la mâchoire supérieure d'un Chat et la mâchoire inférieure d'un Mustélidé. Toutes ces formes intermédiaires, répandues dans les phosphorites et dans le miocène de Sansan étaient plantigrades. Le genre actuel qui s'en rapproche le plus est le *Cryptoprocte* ou *Fossa* de Madagascar *(Cryptoprocta ferox)* dont la dentition est celle du *Pseudælurus*. Cet animal plantigrade, à griffes rétractiles, muni de cinq doigts à toutes les pattes, est le seul représentant actuel des Félidés primitifs. Ces derniers peuvent être réunis pour former la tribu des *Cryptoproctinés*.

Cette tribu a fourni elle-même par son évolution deux autres tribus : les *Nimravinés* et les *Félins* proprement dits.

Les *Nimravinés* sont des carnassiers très voisins, par leur dentition, des Cryptoproctinés. Ils en diffèrent par le

grand développement des canines supérieures, fortement comprimées et en forme de sabre. Ce groupe est composé d'animaux digitigrades surtout communs dans l'oligocène et le miocène de l'Amérique du Nord. Tel est le genre : *Nimravus*.

A ce groupe se rattachent les *Machairodus* (fig. 163), Félidés remarquables par leurs véritables défenses. Les

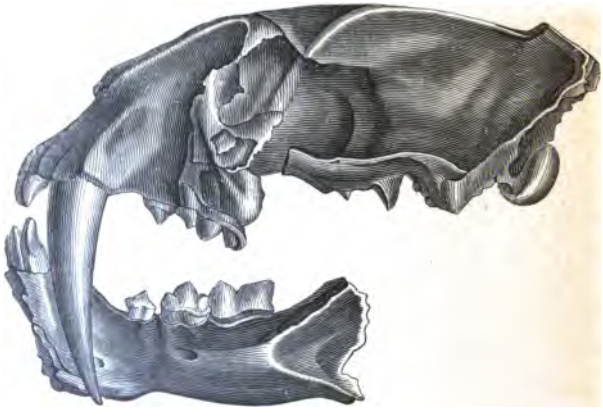


FIG. 163. — *Machairodus megantbereon.*

canines supérieures déjà très fortes chez les Nimravinés, entre autres chez le *Pogonodon*, deviennent ici énormes et sortent de la gueule. Elles sont comprimées et tranchantes comme des poignards. Chez certaines espèces elles sont dentelées. La formule dentaire est plus concentrée que chez les chats ; elle est la suivante : $\frac{3}{3} + \frac{1}{1} c + \frac{2}{2} pm + \frac{0}{1} m$. Il y a vingt-six dents au lieu de trente comme chez les vrais Félins. Le genre *Machairodus* (appelé aussi *Drepanodon* ou *Smilodon)*

marque le point extrême de l'évolution des Nimravinés. Il se montre dans le miocène supérieur de Pikermi, dans le pliocène de Perrier, on le trouve aussi dans le pliocène des Indes et dans celui de l'Amérique du Nord. Il comprend plusieurs espèces ; celles d'Europe sont *M. cultridens* et *M. meganthereon*. Ce genre s'est maintenu dans le quaternaire; on a découvert le *M. neogæus* à canines dentelées dans les cavernes du Brésil et les couches quaternaires des Pampas. Sa taille varie entre celle de la Panthère et celle du Tigre.

Les véritables Félins, qui se distinguent par la formule des molaires : $\frac{3}{2} p\, m + \frac{1}{1} m$, se montrent dès le miocène. On en trouve à Sansan *(Felis media)* et à Pikermi *(F. attica)*. Le pliocène de Perrier en fournit aussi plusieurs espèces, comme le *F. arvernensis* de la taille du Jaguar et le *F. pardinensis* de la taille de la Panthère. Dans les cavernes à ossements du quaternaire se trouve le Lion des cavernes *(F. spelæa)* semblable ou peut-être même identique au Lion d'Afrique.

Pinnipèdes. — *Leur origine*. — Les Pinnipèdes, c'est-à-dire les Phoques, les Otaries, les Morses, se rattachent d'une manière évidente aux Carnassiers ; ils en ont la dentition. Il faut les regarder comme des Carnivores adaptés à la vie aquatique. On a trouvé le genre *Phoca* dans le miocène supérieur en France. Le genre *Morse (Trichechus)* se rencontre dans le pliocène d'Angleterre et d'Anvers. L'apparition tardive des Pinnipèdes est ncore un argument en faveur de l'opinion qui les fait ériver des Carnivores. D'après Mivart qui s'appuie sur ı structure du crâne, les Otaries descendraient des Jrsidés et les Phoques descendraient de Mammifères

voisins des Loutres. La transformation des membres est plus complète chez les Phoques que chez les Otaries, ce qui s'explique bien si les premiers descendent d'animaux nageurs comme les Loutres, tandis que les secondes dérivent d'un type terrestre. Quant au *Morse*, avec ses canines supérieures formant défenses, c'est un type aberrant d'origine inconnue.

CHAPITRE XVI

LES VERTÉBRÉS

— Suite —

MAMMIFÈRES — LES ONGULÉS

Division des Ongulés actuels. Formes primitives des Ongulés. Les Condylarthra. Formes disparues : 1° Les Toxodontes. 2° Les Amblypodes. Les Proboscidiens. Leur évolution. Évolution des Périssodactyles. Formes primitives. Phylogénie des Equidés. Les Tapiridés. Les Rhinocéridés. Formes disparues de Perissodactyles : Chalicotherium. Brontotherium. Evolution des Artiodactyles. Formes primitives. Les Porcins. Les Hippopotames. Formes de passage entre les Porcins et les Ruminants. Ruminants : 1°Camélidés. 2° Tragulidés. 3° Moschidés. 4° Cervidés. 5° Cavicornes.

Division des Ongulés actuels. — Les Ongulés sont les Mammifères dont la dernière phalange au lieu de porter un ongle est entourée d'un sabot. Ils correspondent aux deux anciens ordres des Pachydermes et des Ruminants de Cuvier.

On peut les diviser aujourd'hui de la manière suivante :

Premier ordre. — Les *Hyracoïdes*, ne comprenant qu'un seul genre : *Hyrax* ou Daman ;

Deuxième ordre. — Les *Proboscidiens* ou Éléphants

Troisième ordre. — Les *Diplarthra*, qui comprennei le plus grand nombre des Ongulés. Ils sont caractéris-

par un astragale pourvu d'une facette double pour l'articulation du scaphoïde et du cuboïde. Les deux rangées du carpe alternent. Ce groupe comprend deux ordres:

Premier ordre. — Les *Périssodactyles*, dont les membres comprennent un nombre impair de doigts; tels sont les Tapirs, les Rhinocéros, les Chevaux;

Deuxième ordre. — Les *Artiodactyles*, dont les membres sont munis d'un nombre pair de doigts. On les divise en deux sous-ordres d'après la conformation des molaires. Chez certains, les denticules des molaires sont mamelonnés, on dit qu'ils sont *Bunodontes* (Hippopotames, Porcins), chez les autres, ces denticules sont en forme de croissants entourés d'émail ; on les appelle pour cette raison *Sélénodontes*. Ce sont les Ruminants. Il faut donc distinguer :

Premier sous-ordre. — *Artiodactyles Bunodontes ;*

Deuxième sous-ordre. — *Artiodactyles Sélénodontes* ou Ruminants.

Formes primitives des Ongulés. — *Les Condylarthra.* — Les Ongulés descendent de formes primitives que nous ont fait connaître les beaux travaux de Cope. Dès 1874, ce naturaliste avait émis l'idée que le type primitif devait être pourvu de cinq doigts, et que, par l'atrophie de certains doigts, ce type avait fourni plus tard les Périssodactyles et les Artiodactyles. En 1883, il découvrit ces formes prévues dans l'éocène du Nouveau-Mexique et du Wyoming (Wasatch et Puerco). Il en a fait l'ordre des *Condylarthra*, caractérisé par la structure du carpe et du tarse; les os sont disposés en séries linéaires au lieu d'alterner comme chez les *Diplarthra*. Au tarse, le cuboïde s'articule seulement avec le calcanéum; en d'autres termes l'astragale n'a qu'une seule

facette articulaire, celle du scaphoïde. L'humérus est perforé à sa partie supérieure, comme chez les Créodontes et les Carnassiers. Les dents sont au nombre de quarante-quatre ; les molaires sont bunodontes.

Les *Périptychidés* qui proviennent de l'éocène de Puerco, sont représentés par plusieurs genres : *Periptychus, Haploconus, Zetodon.* Le cou est court, l'astragale comme chez l'Éléphant est dépourvu de poulie articulaire; les prémolaires sont très simples, ne présentent qu'une pointe ; les molaires présentent trois tubercules principaux. Le *Periptychus* atteignait la taille d'un Mouton; il était pentadactyle et nettement plantigrade, la queue était très forte.

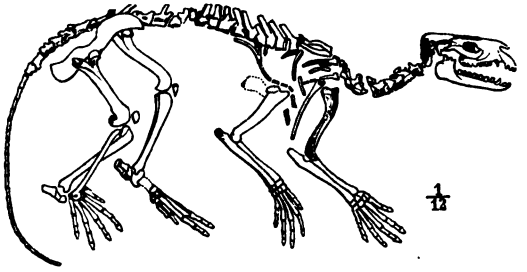


FIG. 164. — *Phenacodus Wortmanni* (Wyoming).

Les *Phenacodontidés* se trouvent surtout dans les couches éocènes du Wasatch, qui sont plus récentes que celles de Puerco. Les prémolaires sont plus compliquées que chez le *Periptychus*, les molaires présentent quatre tubercules principaux, le cou est long. Il y a une poulie articulaire à l'astragale. Les genres principaux sont *Protogonia* et *Phenacodus*. Le *Phenacodus primævus* (fig. 1 a été bien étudié par Cope. Il a la taille d'un Tapir; os nasaux se prolongent aussi en arrière comme che dernier. Les molaires présentent quatre tubercules p

cipaux avec de petites pointes intermédiaires, la dernière molaire inférieure a un cinquième tubercule. Cope a pu prendre le moulage de la boîte crânienne ; le cerveau est peu compliqué : les hémisphères étaient lisses, une encoche représente seulement la scissure de Sylvius, le lobe de l'hippocampe est volumineux ; le vermis et les lobes olfactifs sont bien développés comme dans les types inférieurs.

Pour Cope les *Périptychidés* sont les ancêtres de tous les Ongulés. Ils seraient eux-mêmes dérivés des Créodontes. En effet la dentition de plusieurs genres, avec les molaires à trois tubercules ressemble à celle des Créodontes ; la distinction tirée des phalanges unguéales est aussi réduite à sa plus simple expression, car les ongles de certains Créodontes, comme le *Mesonyx*, sont presque des sabots.

Les *Phénacodontidés* sont les formes primitives des Périssodactyles.

Les Ongulés modernes qui se rapprochent le plus des *Condylarthra* sont les Hyracoïdes. Chez l'*Hyrax* également, l'astragale ne s'articule qu'au calcanéum et le fémur a un troisième trochanter comme chez les *Condylarthra ;* l'arrangement des os du carpe n'est pas alternant, ce qui rapproche encore du groupe ancien. Les Hyracoïdes représentés par un seul genre relégué en Afrique sont voisins des formes primitives d'Ongulés. Cope réunit les *Condylarthra* et les Hyracoïdes sous le nom de *Taxéopodes*.

Formes disparues. — 1° *Les Toxodontes.* — L'arbre généalogique des Ongulés présente plusieurs branches dont l'évolution s'est arrêtée et qui n'ont plus de représentants actuels. Tel sont le groupe des *Toxodontes* et celui des *Amblypodes*.

Les Toxodontes sont cantonnés dans les couches tertiaires et quaternaires de la Plata et de la Patagonie. C'est avec les Hyracoïdes et les Proboscidiens qu'ils ont le plus d'analogie. Ils dérivent probablement des *Condylarthra*, car, comme chez ces derniers les os du carpe et du tarse ne sont pas disposés en séries alternantes.

Le plus voisin des Hyracoïdes est le *Nesodon* du tertiaire. Le *Toxodon* est un animal de la grosseur de l'Hippopotame ayant pour formule dentaire $\frac{2.0.4.3}{3.1.3.3}$. Il y a cinq doigts; le fémur ne manque pas de troisième trochanter; il ressemble à celui de l'Éléphant, de même que l'astragale et le tibia. Cet animal est commun dans la formation récente des pampas. Il en est de même du *Typotherium* muni d'un troisième trochanter, et dont les grandes incisives ressemblent beaucoup à celles des Rongeurs.

Le genre *Macrauchenia* est encore un type à affinités douteuses, découvert dans le pliocène et le quaternaire de l'Amérique du Sud. Les pieds sont tridactyles. La formule dentaire est $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$. Les incisives sont creusées d'un cornet comme celles du cheval. Les molaires par leur complication rappellent celles des Rhinocéros et des Chevaux. Les os nasaux rappellent ceux des Tapirs, et, d'après Burmeister, le Macrauchenia était muni d'une trompe comme les Tapirs.

Formes disparues. — 2° *Les Amblypodes.* — Les Amblypodes ne sont pas très éloignés des *Condylarthra* et en sont certainement dérivés. Les os du carpe sont disposés en séries linéaires comme chez les *Condylarthra* mais les os du tarse sont en disposition alternante

comme chez les Périssodactyles; c'est-à-dire que le cuboïde s'articule avec l'astragale et le calcanéum. L'astragale est plat comme chez les Éléphants. Les pieds sont courts et plantigrades avec cinq doigts. Les molaires sont trituberculeuses. Ce groupe des Amblypodes est limité à l'éocène et ne se trouve, sauf un genre, que dans l'Amérique du Nord, où il a été étudié par Cope.

La famille la plus ancienne est celle des *Taligrada*, de l'éocène de Puerco. Elle ne renferme que le genre *Pantolambda*. L'astragale est muni d'une tête; il y a un troisième trochanter au fémur. Les molaires supérieures présentent des cuspides en forme de V.

Les *Pantodonta* de Cope proviennent des couches éocènes du Wasatch, supérieures à celles de Puerco. Le genre le plus connu est le *Coryphodon* également représenté en Europe dans le conglomérat de Meudon et l'argile de Londres. Il n'y a pas de tête à l'astragale; il y a un troisième trochanter. Les canines sont très petites; il y a cinq doigts, mais les doigts I et V sont faibles, et le doigt III est le plus fort, comme chez les Périssodactyles. Les molaires sont bâties à peu près sur le plan de celles des *Pantolambda;* il y a un V, avec une arête élevée sur le côté interne, bordée d'un bourrelet saillant. Les hémisphères sont lisses et remarquablement petits, comme on a pu le voir par le moulage de la boîte crânienne.

Cette famille dérivée de la précédente a elle-même fourni la suivante, celle des *Dinocerata*, limitée aux couches de Bridger, plus récentes que celles du Wasatch. Les *Dinoceras* ou *Loxolophodon* ont été découverts par Marsh. Le type est le *Dinoceras mirabilis* (fig. 165). Les animaux mesurent de 2 à 4 mètres de long sur 2 mètres de haut. Le crâne est long et étroit. Les hémisphères sont

petits et lisses avec des lobes olfactifs très développés ; c'est d'après Marsh un cerveau reptilien. Sur le crâne on voit trois paires de protubérances osseuses ou cornes ; la plus petite à l'extrémité des os nasaux, la moyenne sur les maxillaires en avant des orbites ; enfin les cornes les plus fortes se trouvent sur les pariétaux. En avant des

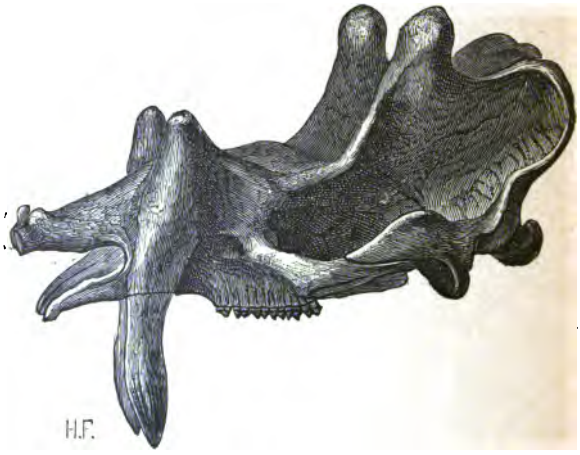


Fig. 165 — Crâne de *Dinoceras mirabilis* (Albert Gaudry).

nasaux se trouvent des os prénasaux qui chez l'adulte se soudent avec eux. Il n'y a jamais d'incisives supérieures, même chez le jeune. Les canines supérieures sont longues, recourbées, tranchantes, et rappellent celles du *Machairodus*. Les molaires présentent un V et un bourrelet comme celles des *Coryphodon*. La formule dentaire est : $\frac{0}{3} i + \frac{1}{1} c + \frac{3}{3} pm + \frac{3}{3} m$.

Le fémur est court, sans troisième trochanter. La pa est pentadactyle, mais l'axe du membre correspond troisième doigt. L'astragale ressemble à celui de l'Éléph

Le groupe des *Dinocerata*, aujourd'hui éteint, représente l'épanouissement des Coryphodontidés.

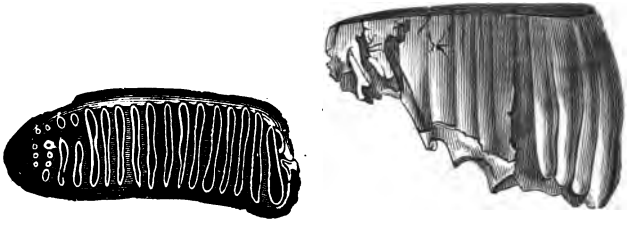
Les Proboscidiens. — Leur évolution. — Les Proboscidiens révèlent, par l'étude du squelette, certaines affinités étroites avec les Hyracoïdes et par suite avec les *Condylarthra*. Les deux rangées des os du carpe ne sont pas alternantes. Comme chez les Hyracoïdes il y a au carpe, chez le jeune, un os central, qui ici s'unit plus tard au scaphoïde. Au tarse le cuboïde et l'astragale sont complètement séparés; le cuboïde s'articule au scaphoïde; le fémur ne présente pas de troisième trochanter. Il n'y a jamais de canines; les incisives qui existent sont à croissance continue et forment les défenses; les molaires ont une large surface triturante et sont séparées des incisives par une barre.

La forme primitive des Proboscidiens est inconnue. Ces animaux ne commencent à se montrer qu'au miocène moyen. Le genre *Mastodon* se montre le premier. Les Mastodontes sont communs dans les sables de l'Orléanais et surtout dans le miocène supérieur. Chez ces animaux il y a généralement des incisives supérieures et des incisives inférieures, tandis que celles-ci manquent chez les Éléphants proprement dits. Les molaires sont énormes et sont formées de séries parallèles de mamelons. Ces mamelons sont composés d'ivoire recouvert d'émail. Il n'y jamais plus de trois molaires à la fois à chaque mâchoire et leur remplacement se fait d'arrière — avant, transversalement, comme chez les Éléphants; utefois, chez le *Mastodon angustidens*, qui est la forme imitive, il y avait trois molaires de lait dont les deux ostérieures étaient remplacées verticalement.

On sait que les molaires des Éléphants sont différentes

de celles des Mastodontes. Au lieu de présenter des mamelons, elles offrent des crêtes transversales qui, par l'usure, forment des rectangles ou des losanges plus ou moins ondulés, bordés d'émail et unis entre eux par du cément (fig. 166).

Mais les distinctions entre les Mastondontes et les véritables Éléphants ne sont pas tranchées, il y a des passages insensibles. Ainsi dans *Mastodon angustidens*,



Vue de dessus Vue de côté.

Fig. 166. — Molaire d'Eléphant (Mammouth).

les molaires présentent de gros mamelons, et il y a de grands intervalles vides parce que le cément est peu développé ; mais chez *Mastodon turicensis* du miocène supérieur de Pikermi, *Mastodon latidens* du miocène des Indes, *Mastodon Borsoni* du pliocène, etc., les mamelons se réunissent en rangées transversales analogues aux collines des Tapirs (dents tapiroïdes) ; le nombre des collines va en croissant, la proportion du cément augmente et on arrive ainsi aux molaires d'Éléphants. Nous avons vu qu'il y a des prémolaires à évolution verticale chez *M. angustidens*, mais il n'en est pas de même c[illegible] d'autres espèces comme *M. turicensis* de Pikermi et [illegible] *arvernensis*, tandis que Falconer en a trouvé c[illegible] l'*Elebhas planifrons* de l'Inde.

Les défenses inférieures qui existent chez *M. angustidens*, dont le menton est allongé, manquent chez d'autres espèces comme *Mastodon arvernensis* ou *brevirostris* dont le menton est court.

Tous ces faits prouvent qu'il est impossible de délimiter nettement le type Mastodonte et le type Éléphant, et que le second est dérivé du premier.

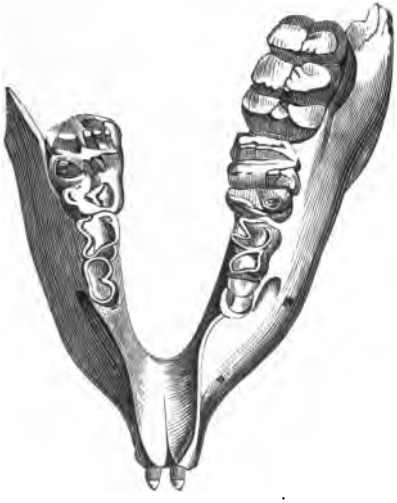


FIG. 167. — Mâchoire inférieure d'un jeune *Mastodon americanus* au 1/6 de la grandeur.

Les Mastodontes disparaissent en Europe à la fin du pliocène (ex : *M. Borsoni)*. En Amérique, ils persistent plus longtemps. Dans le quaternaire des États-Unis se rouve « le grand animal de l'Ohio », qui n'est autre hose qu'un Mastodonte *(Mastodon americanus* ou *giganeus*, fig. 167.) Il avait de petites incisives inférieures.

Les Éléphants véritables apparaissent dès le miocène

supérieur dans les couches supérieures des monts Siwalik, et l'on y trouve deux espèces : *Elephas planifrons* et *Elephas bombifrons*, qui paraissent représenter les deux types actuels de l'Éléphant d'Afrique et de l'Éléphant d'Asie. L'*Elephas planifrons* est peut-être identique à l'*Elephas méridionalis* du pliocène d'Europe. Cette dernière espèce a beaucoup de rapports avec l'Éléphant actuel d'Afrique, mais atteignait une taille plus considérable environ $4^{m},50$. A Durfort, dans le Gard, on en a trouvé des squelettes entiers; l'un d'entre eux se trouve dans la galerie de Paléontologie du Muséum de Paris.

Les Éléphants sont communs à l'époque quaternaire en Europe. Les plus anciennes espèces sont l'*E. priscus* de la vallée de la Tamise, analogue à l'Éléphant d'Afrique, et l'*Elephas antiquus*, commun dans les dépôts anciens de Chelles. Le dernier annonce l'Éléphant d'Asie actuel *(E. indicus)*; il est toutefois beaucoup plus grand; c'est le plus gros de tous les Mammifères terrestres connus jusqu'à présent. Le petit Éléphant quaternaire de Malte *(E. melitensis)*, qui n'a que 1 mètre à $1^{m},50$ de hauteur, serait, d'après Pöhlig, une race locale de l'*E. antiquus*.

L'*Elephas primigenius* ou Mammouth est venu plus tard; il est dérivé de l'*E. antiquus* et c'est lui qui se rapproche le plus de l'Éléphant actuel des Indes. Il est plus petit que l'*E. antiquus*. Ses ossements se trouvent dans le diluvium de toute l'Europe, dans le Nord de l'Asie et dans l'Amérique du Nord. Ses défenses sont fortement recourbées. On l'a trouvé dans le sol gelé de la Sibérie, encore couvert de sa chair et de sa peau. Il était protégé par une épaisse toison d'un rouge brun, et pouvait ainsi résister aux rigueurs du climat. Les

molaires du Mammouth présentent des lamelles nombreuses et très serrées.

En résumé, les Proboscidiens débutent par les Mastodontes. Ceux-ci ont fourni les Éléphants véritables et les deux espèces actuelles tirent leur origine, l'une de l'*Elephas meridionalis*, l'autre de l'*Elephas antiquus*.

Fig. 168. — Tête de *Dinotherium giganteum*.

Un type particulier de Proboscidiens est le *Dinotherium giganteum* (fig. 168). On en trouva une tête complète dans le miocène supérieur d'Eppelsheim, en 1837. Il y a, à la mâchoire inférieure, deux énormes défenses recour-

bées vers le bas. Il n'y a pas d'incisives supérieures ni de canines. Les molaires ressemblent à celles des Tapirs. Pendant longtemps on n'a connu que la tête de l'animal. M. Gaudry a trouvé à Pikermi les os des membres, ce qui lui a permis d'affirmer que le *Dinotherium* était bien un animal terrestre voisin des Éléphants. Les os sont énormes; le tibia est long d'un mètre. L'animal devait atteindre $4^{m},50$ de hauteur. Les os nasaux allongés permettaient l'insertion d'une trompe. Il faut considérer le *Dinotherium* comme un type aberrant qui se rattache aux Mastodontes et qui a rapidement disparu. On ne le trouve que dans le miocène supérieur et le pliocène le plus ancien.

Évolution des Périssodactyles. — Formes primitives. — Les Ongulés tirent leur origine, comme nous l'avons vu, des *Condylarthra* pourvus de cinq doigts. Dès l'éo-

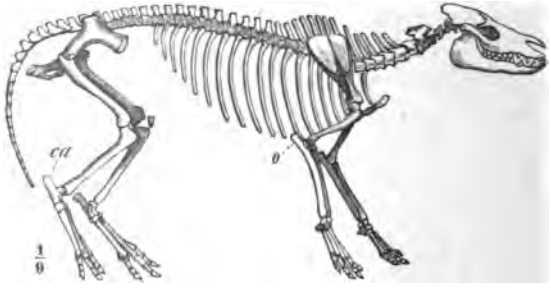


FIG. 170. — *Hyracotherium venticolum* (Wyoming) : *o*, olécrâne; *ca*, calcanéum.

cène ils ont fourni des formes dont l'évolution a donné naissance à toutes les familles de Périssodactyles. Ces formes constituent la famille des *Hyracotheriidés*.

Le genre *Hyracotherium* (fig. 170) se trouve dans l'éocène inférieur d'Europe et d'Amérique. Les incisives et les caninessont très développées, les molaires sont bunodon-

tes. Il y a 44 dents. La formule dentaire est : $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$
Le pouce (doigt n° I) a complètement disparu, le doigt n° V devient petit et disparaît même aux pattes de derrière ; enfin le doigt n° III devient prépondérant. Le caractère Périssodactyle est donc bien marqué. Les *Hyracotherium* sont de petite taille ; leur grandeur varie entre celle d'un Renard et celle d'un Mouton. Les plus anciens ont été appelés par Marsh *Eohippus;* ceux des couches plus élevées, les couches de Bridger, de l'Amérique du Nord, ont été appelés *Orohippus* par Marsh et il faut les identifier avec les *Pliolophus* d'Owen, découverts dans l'argile de Londres. Chez *Eohippus*, le doigt n° V est rudimentaire et, chez *Orohippus*, il disparaît.

Phylogénie des Équidés. — Les découvertes faites en Europe et surtout en Amérique ont permis de retracer toute la phylogénie du Cheval. Il y a toutes les transitions au point de vue des membres et des dents, entre l'*Hyracotherium* de l'éocène inférieur et le genre *Equus*, qui apparaît dans le pliocène. Les plis de l'émail des molaires se compliquent et le volume des doigts se réduit.

Le genre *Pachynolophus* de l'éocène supérieur succède au genre *Hyracotherium*; les tubercules des molaires commencent à prendre la forme de crêtes. Chez le *Palæotherium* de l'éocène supérieur d'Europe, caractéristique du gypse, les tubercules internes s'unissent aux tubercules moyens et le cément commence à se développer. Il devint plus abondant chez le *Paloplotherium* que Cuvier avait confondu avec le genre *Palæotherium* (fig. 170) ; les prémolaires sont plus simples. Dans l'*Anchitherium* du miocène moyen de l'Orléanais, les incisives n'ont pas la marque qu'on trouve chez

le cheval ; les molaires se rapprochent encore de celles du *Palæotherium;* les lobes internes des molaires supérieures ou piliers sont bien développés et rattachés aux lobes médians ; ils en sont séparés chez le précédent. Les molaires de l'*Hipparion* (miocène supérieur) ressemblent

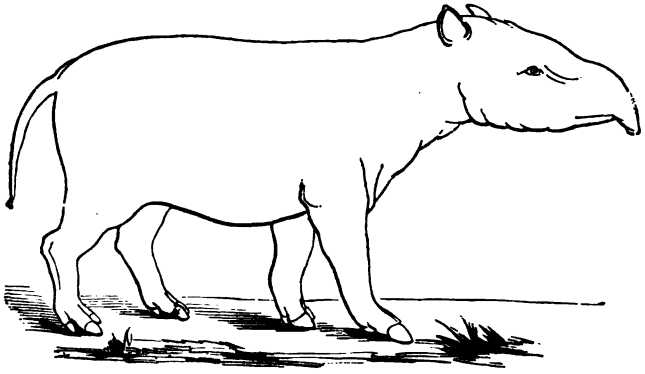


FIG. 170. — Restauration du *Palæotherium*

absolument à celles du cheval sauf que chez ce dernier les piliers forment des presqu'îles tandis que chez l'*Hipparion* l'un des piliers forme une île bien nette et arrondie.

Les transitions qui se montrent dans les dents se voient également dans les membres (fig. 171). Le genre *Palæotherium* a été établi par Cuvier pour des formes tapiroïdes ; les os nasaux sont très développés ; il devait y avoir une trompe. Les espèces sont assez nombreuses. Le *P. magnum* de Cuvier atteint la taille du cheval; les *P. medium* et *crassum* celle d'un Tapir. Il y a seu ment trois doigts reposant tous sur le sol, et un ru ment du cinquième doigt. Chez l'*Anchitherium* le do médian prend une grande importance, mais les doi

latéraux touchent encore le sol. Chez l'*Hipparion* ou *Hippotherium* extrêmement commun à Pikermi et au mont Léberon, gisements si bien étudiés par M. Gaudry,

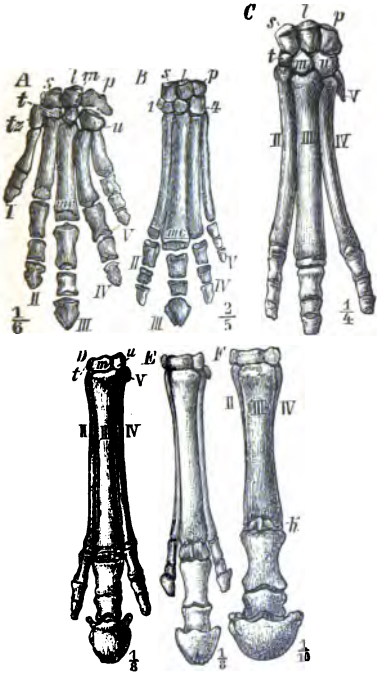


Fig. 171. — Pattes de devant gauches : A, *Phenacodus primævus* ; B, *Hyracotherium venticulum* ; C, *Palæotherium magnum* du gypse ; D, *Anchitherium aurelianum* ; E. *Hipparion gracile* ; F, Cheval *(Equus caballus)*.

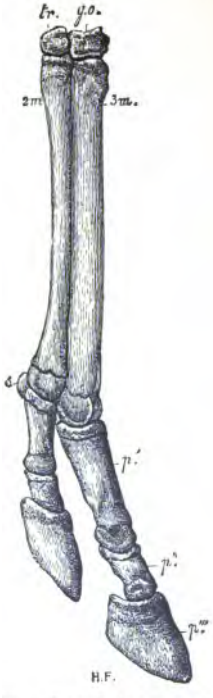


Fig. 172. — Patte de devant gauche d'un Poulain monstrueux né en Normandie (Gaudry, *Enchaînements du monde animal*).

e doigt médian touche seul le sol ; les deux doigts atéraux sont courts et réduits. Enfin chez le Cheval l y a un doigt unique, mais sous la peau se trouvent leux baguettes osseuses, restes des métacarpiens laté-

raux de l'Hipparion. D'ailleurs il se produit des cas d'atavisme et l'on cite souvent des Chevaux monstrueux où les doigts latéraux de l'Hipparion ont au moins le doigt interne qui se développe et porte un sabot (fig. 172).

En Amérique la phylogénie du Cheval est aussi bien établie qu'en Europe et les termes de transition plus nombreux. Après l'*Hyracotherium (Eohippus* et *Orohippus)* on trouve successivement: *Epihippus* (couches d'Uinta) voisin du *Pachynolophus* (ce dernier est d'ailleurs représenté par le genre *Lophiotherium)* puis *Mesohippus* (oligocène) voisin du *Paloplotherium, Miohippus* qui n'est autre chose que *Anchitherium*, *Merychippus* dont la dentition ressemble davantage à celle de l'Hipparion, *Hipparion* ou *Hippotherium*, *Protohippus* qui a encore les pattes de l'Hipparion, *Pliohippus* qui a les pattes du Cheval, mais rappelle encore l'Hipparion par ses dents, enfin *Equus*. Avec le genre *Equus* dérivé de *Pliohippus* apparaît un autre genre : *Hippidium* non représenté en Europe et où les os du nez sont allongés.

Le Cheval, comme on le voit, dérive sur les deux continents de deux lignées concordantes présentant un parallélisme presque parfait. C'est ce que montre le tableau suivant :

EUROPE	AMÉRIQUE
Equus.	*Equus. Hippidium.*
	Pliohippus.
	Protohippus.
Hipparion.	*Hipparion.*
	Merychippus.
Anchitherium. . . .	*Miohippus (Anchitherium).*
Paloplotherium. . .	*Mesohippus.*
Palæotherium.	»

EUROPE	AMÉRIQUE
»	*Epihippus.*
Pachynolophus. . .	*Lophiotherium (Pachynolophus).*
Hyracotherium. . .	*Hyracotherium (Orohippus, Eohippus).*

Le Cheval pliocène d'Europe *(Equus Stenonis)* présente dans la structure du tarse tous les intermédiaires entre l'Hipparion et le cheval; les métatarsiens rudimentaires II et IV ne sont pas encore soudés à III, tandis que chez le Cheval actuel cette soudure a lieu vers sept ou huit ans. Le Cheval quaternaire *(Equus fossilis)* n'est autre chose que notre cheval actuel *(E. caballus)*.

Le Cheval quaternaire d'Amérique différait du Cheval d'Europe. Il y en a plusieurs espèces: *Equus occidentalis*, de l'Amérique du Nord, *Equus curvidens* (à incisives courbes), et *Equus Andium* dans le quaternaire des Pampas. Ces Chevaux américains n'ont pas laissé de descendants actuels ; à l'arrivée des Européens, les Chevaux n'existaient plus en Amérique et ceux qui y vivent aujourd'hui descendent d'individus importés par les Espagnols.

Les Tapiridés. — Les Tapirs actuels ont quatre doigts aux pattes de devant et trois aux pattes de derrière. Ils ont quarante-quatre dents. Les molaires sont caractéristiques; elles présentent deux crêtes transversales qui unissent les denticules externes aux denticules internes correspondants; par suite la couronne présente deux collines séparées par une vallée profonde. Les os nasaux sont allongés. Ces animaux tirent leur origine des *Hyracothériidés*. Le genre *Systemodon* de l'éocène supérieur d'Amérique paraît être la forme tapiroïde la plus ancienne. Ensuite viennent les genres *Helaletes* et

Hyrachyus également américains. Le dernier paraît se trouver aussi en Europe; mais c'est le genre *Lophiodon* (fig. 173) qui représente surtout le type Tapir dans l'éocène d'Europe. On le trouve dans le calcaire grossier supérieur. Il a quatre doigts en avant et trois en arrière comme les Tapirs.

Dans les Phosphorites du Quercy (oligocène) paraît le genre *Protapirus* très voisin du Tapir; puis dans le pliocène d'Amérique (Loup-Fork beds) le genre *Tapiravus*. Le genre *Tapir* en Europe se montre depuis le miocène supérieur jusqu'au pliocène supérieur; dans

FIG. 173. — Mâchoire inférieure de *Lophiodon parisiensis* au 1/4 de grandeur.

l'Amérique du Nord il existe pendant le pliocène et le quarternaire. Il ne vit plus actuellement que dans l'Amérique du Sud et les îles de la Sonde. Suivant Marsh, le nouveau monde serait la patrie primitive du Tapir qui se serait ensuite répandu sur l'ancien continent. Il semble plus exact d'admettre une évolution parallèle et de regarder le *Protapirus* d'une part et le *Tapiravus* d'autre part comme les deux souches primitives du genre Tapir dans les deux hémisphères.

Les Rhinocéridés. — Les Rhinocéros ont trois doig sensiblement égaux aux pattes de devant et aux patte de derrière. Les os nasaux ont un développeme énorme et supportent une corne ou deux cornes placé

l'une derrière l'autre. Il n'y a pas de canines supérieures et souvent pas d'incisives ; les canines inférieures sont fortes. Les molaires et les prémolaires supérieures sont semblables. Ces dents présentent une crête longitudinale d'où partent deux crêtes transversales ; mais, malgré leur ressemblance avec celles du Cheval, elles en diffèrent par l'absence de piliers internes.

Les Rhinocéridés proviennent de formes tapiroïdes et probablement de l'*Hyrachyus*. Il y a des genres intermédiaires entre les Tapiridés et les Rhinocéridés ; tels sont les *Amynodon* et *Hyracodon* de l'éocène supérieur et de l'oligocène d'Amérique.

Ensuite vient le genre *Aceratherium* contenant des Rhinocéros vraisemblablement dépourvus de cornes, car les os nasaux sont très faibles. Ce genre apparaît à l'époque oligocène (Ronzon, près le Puy). Les espèces anciennes sont petites *(A. minutum)*, mais la taille augmente plus tard *(A. incisivum* du miocène supérieur). En Amérique, les Rhinocéros sans cornes se trouvent depuis l'oligocène (genre *Cænopus)* jusqu'au pliocène (genre *Peraceras)*.

Les véritables Rhinocéros sont sortis des *Aceratherium* au miocène moyen. Il y a toutes les transitions d'un genre à l'autre. Ainsi le *Rhinoceros aurelianensis* (sables de l'Orléanais) avait des os nasaux encore faibles et n'était muni que d'une petite corne. Les os s'épaississent chez le *R. Schleiermacheri* du miocène supérieur (Pikermi, mont Léberon). Le *Rhinoceros pachygnathus* de Pikermi est certainement, comme l'a montré M. Gaudry, le précurseur du Rhinocéros bicorne actuel d'Afrique *(Atelodus)*.

Dans le pliocène on trouve des Rhinocéros dont les os

nasaux sont supportés par une cloison osseuse incomplète *(R. etruscus)*. Cette cloison devient complète chez le *R. tichorhinus* du quaternaire. Cette espèce se trouve dans le diluvium d'Europe et de Sibérie; dans cette dernière région on a découvert ce Rhinocéros bien conservé dans le sol gelé et encore couvert de sa chair et de sa peau. Il était pourvu d'une épaisse fourrure, et possédait deux cornes très développées.

A l'époque quaternaire un autre genre de Rhinocéros, aujourd'hui disparu, vivait en Europe, surtout en Russie et en Sibérie. C'est l'*Elasmotherium*. Cet animal a été récemment étudié par M. Gaudry et M. Boule. Le crâne atteint 1 mètre de long; il est remarquable par une énorme bosse frontale qui supportait une corne puissante. La corne nasale, au contraire, devait être petite, si même elle existait. Il y a une cloison nasale osseuse comme chez le *Rhinoceros tichorhinus*. Les os ne peuvent être distingués de ceux des véritables Rhinocéros; les molaires ont la même forme, mais les bandes d'émail présentent des plissements nombreux, ce qui a valu à l'animal le nom d'*Elasmotherium* (d'un mot grec signifiant: lame). Il était probablement recouvert d'une épaisse toison comme le Mammouth et le Rhinocéros à narines cloisonnées. L'*Elasmotherium* est le dernier terme, d'ailleurs éphémère, de l'évolution des Rhinocéridés.

Formes disparues du Périssodactyles. — Chalicotherium. — Bronthotherium. — On trouve aussi dans l'éocène et le miocène des formes de Périssodactyles tout à fait aberrantes et qui n'ont pas laissé de postérité.

Tel est le *Bronthotherium ingens* de l'oligocène du Colorado et du Nebraska. L'animal étudié par Marsh était de

grande taille et dépassait certainement celle du Rhinocéros. C'est de ce dernier qu'il se rapproche le plus par la forme du crâne. La cavité crânienne est très petite; le cerveau était donc peu développé. Les os nasaux très forts et soudés entre eux, portent de chaque côté de la face une énorme protubérance qui a dû être enveloppée de corne. Il y a quatre doigts en avant et trois en arrière. Les incisives et les canines sont rudimentaires ou manquent à la mâchoire inférieure ; les canines supérieures sont courtes et puissantes. Les molaires présentent deux tubercules en forme de croissant et deux autres, les internes, sont coniques.

Les *Chalicotherium* du miocène moyen de Sansan et aussi des Phosphorites du Quercy a été récemment étudié par M. Filhol. Ce naturaliste a démontré qu'il fallait lui rapporter comme synonyme le *Macrotherium* de Sansan, qu'on avait d'abord regardé comme un Edenté. Les membres en effet rappellent les Edentés; les pattes sont munies d'ongles mousses et bifides et la phalange unguéale se relève pour ne pas gêner la marche. La dentition rappelle également celle des Edentés; les incisives manquent complètement et les canines sont très petites. Les molaires ressemblent à celles du *Bronthotherium*. Le genre *Ancylotherium* du miocène supérieur de Pikermi présente les mêmes caractères que le *Macrotherium* et doit être identifié comme lui avec le genre *Chalicotherium*.

On doit donc regarder les *Chalicotheriidés* comme un ype aberrant d'Ongulés, rattachant ce grand groupe aux dentés. Les *Bronthotheriidés* n'en sont que les formes xtrêmes, car il y a passage par le *Diplacodon* (couches 'Amérique) entre les deux familles.

Évolution des Artiodactyles. — Formes primitives. — Les Artiodactyles ont deux doigts ou quatre doigts bien développés; souvent les deux doigts latéraux se réduisent et deviennent rudimentaires. Le type le plus ancien est le *Pantolestes* découvert par Cope dans les couches éocènes du Wyoming. Les molaires sont tuberculeuses; il y a quatre doigts à chaque patte. Cope regarde le *Pantolestes*, comme dérivé des *Periptychidés;* ce serait la souche commune de tous les Artiodactyles.

D'après Cope, la réduction des doigts chez les Ongulés primitivement pentadactyles est due aux chocs répétés subis par les membres et aux efforts faits par l'animal pour courir sur un sol accidenté. Chez un animal polydactyle vivant sur un sol marécageux, l'effet mécanique du poids du corps écarte les doigts de chaque côté. Les descendants des *Condylarthra* qui sont restés dans les marécages sont devenus les ancêtres des Artiodactyles actuels, qui comme les Porcins, ont quatre doigts; puis l'animal a replié les doigts latéraux derrière les médians pour les protéger contre les chocs. C'est ainsi que s'est constitué le pied fourchu des Ruminants.

Les Porcins. — Les Porcins commencent à se constituer dès l'éocène supérieur. Chez le *Chœropotamus parisiensis* du gypse de Montmartre et le *Cebochœrus* des Phosphorites du Quercy (oligocène), on trouve les molaires bunodontes des Cochons actuels; les deux doigts latéraux sont encore presque égaux à ceux du milieu. Vient ensuite le genre *Hyotherium* ou *Palæochœrus* miocène de l'Allier et de l'Orléanais. C'est la forme mitive du genre *Sus* actuel. Ce dernier apparaît dès miocène supérieur *(Sus antiquus* d'Eppelshein, *Sus*

manthus de Pikermi). Notre Sanglier *(Sus scrofa)* est la descendance directe de ces Porcins miocènes.

En Amérique les Porcins sont représentés par les Pécaris *(Dicotyles)* qui ont quatre doigts en avant et trois en arrière ; les métatarsiens et les métacarpiens se soudent à la partie supérieure. On trouve en Amérique, dès l'éocène toute une série de formes conduisant aux Pécaris.

Les Hippopotames. — Les Hippopotames sont des Artiodactyles bunodontes propres à l'ancien Continent. Ils constituent un type très transformé au point de vue du crâne et de la dentition. Le crâne est large et aplati ; les canines sont énormes et à croissance continue comme les incisives ; les tubercules des molaires ont la forme de trèfle. D'autre part les pattes reproduisent celles du type originel ; il y a quatre doigts également développés. Ces animaux tirent probablement leur origine de *Hyotherium* comme les Porcins. Les plus anciens Hippopotames se montrent dans les couches miocènes supérieures des Indes (monts Sivalik). On en a fait le genre *Hexaprotodon* parce qu'il y a en haut et en bas six incisives au lieu de quatre. L'*Hippopotamus mayor*, peu différent de l'espèce actuelle d'Égypte *(H. amphibius)* vivait dans l'Europe centrale et méridionale aux époques pliocène et quaternaire ; mais en Sicile et au val d'Arno on trouve une autre espèce *(H. minor)* de la taille du Porc et qui rappelle la petite espèce actuelle *(Chœropsis)* de Libéria.

Formes de passage entre les Porcins et les Ruminants. — Dès l'éocène supérieur on trouve des types ambigus qui font la transition entre les Porcins et les Ruminants. Chez eux les tubercules des molaires prennent progressivement la forme en croissant de ceux des Ruminants,

et les pieds deviennent peu à peu bidactyles, de tétradactyles qu'ils étaient. Leidy a appelé ces types les Porcs-Ruminants pour bien indiquer leurs analogies. Il faut noter encore que la dentition est complète, qu'il y a quarante-quatre dents, des incisives et des canines développées, tandis que chez les Ruminants les canines et les incisives supérieures manquent généralement.

Les *Dichobune* du gypse de Paris avaient la taille d'un Lièvre; les tubercules sont encore arrondis, les croissants commencent seulement à se dessiner. Le *Cainotherium* des Phosphorites du Quercy est dérivé du précédent; les tubercules des molaires supérieures sont enforme de croissant; ceux de la mâchoire inférieure sont coniques. Ces animaux devaient vivre en troupeaux, car leurs débris se trouvent en abondance dans certains gisements. Les *Anthracotherinm* et les *Hyopotamus* de l'oligocène ressemblent davantage aux Porcins, les molaires supérieures présentent cinq tubercules dont deux en forme de croissant; les incisives sont projetées en avant comme chez les Porcs; les canines sont très fortes surtout dans le premier genre. Les doigts latéraux sont réduits. L'*Anthracotherium* avait la taille de l'Hippopotame.

Les *Anoplotherium* du gypse constituent encore une forme primitive; les canines sont petites, les molaires offrent des croissants; il n'y a que deux doigts développés. L'animal était muni d'une longue queue dont il se servait peut-être pour nager. Sa taille atteignait celle de l'âne. Le *Xiphodon* se rattache à l'*Anoplotherium*. Les molaires sont sélénodontes, mais les tubercules intern des molaires inférieures rappellent encore la forme con que primitive. La queue est longue; il n'y a que deu doigts aux pattes. Le *Xiphodon gracilis* est commun dan

le gypse de Paris; le nom du genre provient de la forme des prémolaires qui sont très tranchantes.

Les *Oréodontidés* sont des animaux spéciaux à l'oligocène et au miocène de l'Amérique du Nord. Leurs molaires sont celles des Ruminants, mais les incisives supérieures existent et les canines sont très puissantes comme celles des Porcins, sans être toutefois proéminentes. Il y a quatre doigts bien développés ; même dans le genre *Oreodon*, le cinquième est bien net aux pattes de devant.

Ainsi beaucoup de formes de l'éocène supérieur et du miocène font transition entre les Porcins et les Ruminants, et il est difficile de les attribuer à l'un ou à l'autre de ces deux groupes. Cela nous démontre l'origine commune des Porcins et des Ruminants. Ces derniers ont donc pris naissance d'ancêtres tétradactyles ayant une dentition complète et des molaires bunodontes. Plusieurs faits embryologiques viennent encore prouver cette origine. En effet les deux doigts des Ruminants sont supportés par un os unique : l'*os canon*, mais cet os montre toujours la trace d'une soudure des métacarpiens ou métatarsiens des deux doigts et avant la naissance ces os sont séparés, comme chez les *Xiphodon*. De plus la plupart des Ruminants actuels sont dépourvus d'incisives supérieures ; mais avant la naissance on trouve, dans la mâchoire supérieure du Veau, des germes dentaires qui s'atrophient plus tard, et qui rappellent la dentition primitive des ancêtres.

Ruminants. — 1° *Camélidés*. — Les Camélidés sont les seuls Ruminants actuels pourvus d'incisives supérieures et de canines. Ils sont représentés par le genre *Camelus* (Chameau), spécial à l'ancien Continent, et le

genre *Auchenia* (Lama), spécial au nouveau Continent. C'est un groupe ancien qui doit dériver probablement des *Dichobunidés*. Toute une série de formes conduisant au Chameau et au Lama se trouve en Amérique. Le *Pœbrotherium* de l'oligocène avait encore les métacarpiens et les métatarsiens séparés, et quatre prémolaires. Chez le *Protolabis* du miocène supérieur, il y a un os canon, mais la dentition est encore complète. Chez le *Procamelus* du pliocène, il y a encore en haut toutes les incisives et toutes les prémolaires subsistent. Le *Pliauchenia* a encore quatre prémolaires en haut et seulement trois en bas. Le genre *Camelus*, avec une seule paire d'incisives en haut, trois prémolaires en haut et deux en bas, apparaît au pliocène supérieur dans les Indes (Siwalik). Le genre *Auchenia* (Lama) apparaît à la même époque dans l'Amérique du Sud; il y a deux prémolaires en haut et une en bas. Dans l'Amérique du Nord, à la fin de la période pliocène, vivaient des genres voisins des Lamas *(Holomeniscus, Eschatius)* et n'en différant que par la forme des prémolaires.

Ruminants. — 2° *Tragulidés*. — Les Tragulidés sont un type primitif de Ruminants qui apparaît à l'oligocène et qui dérive probablement des *Dichobune*. Ce sont des animaux de petite taille, ainsi l'*Hypisodus minimus* du miocène d'Amérique ne dépassait pas la grandeur de l'Écureuil. Les canines supérieures sont très allongées, au moins chez le mâle, comme chez les Chevrotains actuels. Il y a parfois des incisives supérieures; les croissants des molaires sont épais.

Le *Gelocus communis* est commun dans le calcaire Ronzon et les Phosphorites du Quercy. On le regar comme le plus ancien des Ruminants d'Europe. Les m

tatarsiens principaux (III et IV) sont presque entièrement soudés, et les latéraux (II et V) ont perdu leur partie médiane; ils sont réduits à leurs extrémités supérieure et inférieure. Les métacarpiens sont libres. Il y a encore des incisives supérieures.

L'*Hyæmoschus* ou Biche-Cochon, vivant actuellement au Gabon, paraît en Europe pendant le miocène (Sansan, Eppelsheim). Les métatarsiens sont presque entièrement soudés; au contraire, les métacarpiens moyens (III et IV) sont encore séparés et les métacarpiens externes (II et V) subsistent en entier avec leurs doigts. Cette patte de devant de l'*Hyæmoschus* ressemble beaucoup à celle de l'*Hyopotamus*.

Le genre *Tragulus* ou Chevrotain apparaît dans les couches miocènes supérieures des monts Siwalik. Il comprend de petits animaux de la taille des Lièvres, vivant encore à l'époque actuelle dans les Indes. Les métacarpiens et métatarsiens moyens sont entièrement soudés, tandis que les doigts II et V sont très réduits. Le *canon* caractéristique des Ruminants est désormais bien constitué. Il n'y a plus d'incisives supérieures; elles avaient déjà disparu chez le *Hyæmoschus*.

Ruminants. — 3° *Moschidés*. — Les Moschidés représentés aujourd'hui par le seul genre *Moschus* (Porte-Musc) tirent leur origine des Tragulidés. Dans le miocène de l'Allier et celui de Sansan (Gers), se trouve le genre *Dremotherium* qui était dépourvu encore de cornes. Il tire son origine du genre *Prodremotherium* des phosphorites. Il est impossible de le séparer du genre *Palæoneryx* des mêmes gisements. Ce sont ces animaux dépourvus de cornes qui ont donné naissance aux *Cervidés* d'une part et aux *Antilopidés* de l'autre.

Ruminants. — 4° *Cervidés.* — Le développement des bois ou cornes caduques a été progressif et ils paraissent avoir été d'abord permanents. Chez le *Procervulus* des sables de l'Orléanais les bois sont bifurqués, mais il n'y a pas à la base de cercle de pierrures; par suite, ces bois semblent ne pas avoir été caducs. Chez le *Dicrocerus* de Sansan le bois bifurqué est devenu caduc, mais le pédicule osseux qui le supporte est encore très long. Il en est encore ainsi chez le *Cervulus muntjac* actuel des Indes qui doit être la descendance directe du *Dicrocerus*. Enfin, les véritables Cerfs, à bois ramifiés se renouvelant dès la base, apparaissent au miocène supérieur. Dès lors, les Ruminants à bois caducs et ceux à cornes creuses et persistantes sont nettement distincts. Le Chevreuil se trouve dans le miocène supérieur du mont Léberon *(Capreolus Matheronis);* le Cerf *(Cervus)*, à bois très ramifiés, est commun dès le pliocène. C'est dans le quaternaire que les bois atteignent le plus grand développement; chez le *Cervus Sedgwicki* du forest-bed du Norfolk ils atteignent des dimensions extraordinaires. Le *Cervus megaceros* des tourbières d'Irlande a des bois aplatis qui peuvent atteindre trois mètres d'envergure.

Si l'on considère les membres des Cervidés on constate que chez le Cerf la partie supérieure des métacarpiens latéraux a seule persisté; le doigt latéral, très réduit, en est séparé. Chez le Chevreuil, au contraire, la partie inférieure de ces métacarpiens subsiste et est encore en rapport avec le doigt latéral. On dit que le Cerf est un *plésiométacarpien* et le Chevreuil un *téléi tacarpien*. Or, tous les Cervidés de l'ancien Contin sont plésiométacarpiens, sauf les Chevreuils, et tc ceux du nouveau Continent, sauf le Wapiti, sont té

métacarpiens. De ce fait, on peut tirer, avec Oscar Schmidt, cette conclusion que les Cervidés d'Europe et ceux d'Amérique procèdent de deux souches indépendantes. Le Chevreuil et le Wapiti ne vivraient plus dans leur pays d'origine ; ils seraient arrivés par migration dans les régions qu'ils occupent actuellement.

La Girafe se rattache aux Cervidés, tout en s'en écartant par ses petites cornes permanentes couvertes d'une peau velue. Ce genre *(Camelopardalis)*, aujourd'hui relégué en Afrique, se montre, comme l'a montré M. Gaudry, dans le miocène supérieur de Pikermi, en Grèce. Le genre *Helladotherium* de Pikermi s'en rapprochait beaucoup, mais n'avait pas de cornes.

Les monts Siwalik ont fourni des genres étranges de Ruminants gigantesques. On les rattache aux Girafes. Le *Sivatherium giganteum* possédait un crâne du volume de celui de l'Éléphant. Il y avait deux paires de cornes, l'une frontale, et l'autre plus antérieure. Les cornes frontales étaient larges et aplaties comme celles de l'Élan ; les cornes antérieures étaient courtes et coniques. Le *Bramatherium* ressemblait au précédent, mais les cornes antérieures étaient grandes et réunies à leur base.

Ruminants. — 5° *Cavicornes.* — Les Ruminants carnivores, appelés aussi *Antilopidés* ou *Bovidés*, possèdent des cornes creuses et persistantes. Elles consistent en un étui corné entourant un noyau osseux dépendant du frontal. Ces cornes sont simples. Ces animaux tirent leur origine de genres dépourvus de cornes, comme les *Palæomeryx*, et à l'origine, ainsi que nous l'avons vu, tous les Ruminants dérivés de ces genres étaient pourvus de cornes persistantes. Un genre actuel et remarquable d'Antilope: l'*Antilocapra* de l'Amérique du Nord, fait

transition entre les Cervidés et les Cavicornes. En effet, les cornes, d'abord simples, sont ensuite munies à leur base d'un court andouiller. De plus, l'étui corné tombe et est remplacé par un nouvel étui. Ce genre tire directement son origine du genre *Cosoryx* (miocène supérieur d'Amérique) étroitement allié au *Palæomeryx*.

Les premiers Cavicornes qui apparaissent sont des *Antilopes*. Elles sont très nombreuses, comme l'a montré M. Gaudry, dans le miocène supérieur de Pikermi et du mont Léberon. On y trouve des Gazelles *(Gazella brevicornis)*. Le *Palæoreas* à cornes spiralées rappelle l'*Oreas* actuel d'Afrique. C'est du groupe des Antilopes que sont sortis les Moutons *(Ovinés)* et les Bœufs *(Bovinés)*. Il y a des genres de transition. Le *Tragoceros amaltheus* de Pikermi a les membres élancés des Antilopes et les cornes courtes des Chèvres. Les *Palæoryx* sont de grandes Antilopes à formes lourdes, et dont les dents prismatiques ressemblent à celles des Bœufs. L'Antilope *Portax* ou *Nilgau*, qui habite les Indes, se trouve dans les couches des monts Siwalik. C'est elle qu'on peut regarder comme la forme souche des Bœufs, car c'est l'Antilope qui s'en rapproche le plus par la forme du crâne. En effet, chez les Bœufs les pariétaux sont rejetés sur la face postérieure du crâne, tandis que les frontaux recouvrent tout le sommet. Chez le Veau, les pariétaux se voient encore sur la face supérieure, et par ce caractère il rappelle les Antilopes. L'Antilope *Portax* se distingue de toutes les autres par ses frontaux très développés.

Les trois genres de Bovinés, *Bubalus* (Buffle), *Bis* et *Bos* (Bœuf), sortent probablement de trois types dif rents d'Antilopes qui leur ressemblent par la posit'

des cornes. Les trois genres apparaissent au pliocène et ils sont tous trois représentés dans les couches des monts Siwalik. Le *Bubalus sivalensis* est la souche des Buffles de l'Inde et d'Europe.

Le genre *Bos* se rattache aux Antilopes par plusieurs espèces dont on a fait des genres distincts. Les *Leptobos* des Siwalik et du pliocène d'Italie dérivent directement de l'Antilope *Portax* par ses frontaux relativement petits. Les *Bibos* du pliocène supérieur d'Italie *(B. elatus)* dérivent des précédents; leurs frontaux sont plus larges. Le *Bibos palæogaurus* du diluvium des Indes se perpétue par le Bœuf gaur qui vit à l'état sauvage dans la même région. Le genre *Bos* proprement dit, à frontaux très longs et très larges est représenté dans le pliocène des Indes par le *B. planifrons*. Dans le quaternaire d'Europe se trouve le *Bos primigenius* connu sous le nom d'*Urus* ou d'*Aurochs*. Il ne s'est éteint que dans les temps historiques. Dès le quaternaire il a fourni plusieurs races *(B. brachyceros, B. frontosus)*. C'est de lui que sont sorties toutes nos races actuelles de Bœufs.

Le *Bison* à front large mais court et un peu bombé se trouve représenté dans les monts Siwalik par *B. sivalensis*. C'est le seul genre de Boviné qui se trouve en Amérique à l'état fossile et pas avant le pliocène *(Bison ferox)*. Le *Bison priscus* du quaternaire d'Europe est beaucoup plus grand que ses descendants actuels *(Bison europæus)*, limités maintenant au Caucase et à la forêt de Bialowicza, en Lithuanie.

CHAPITRE XVII

LES VERTÉBRÉS

— Fin —

MAMMIFÈRES

Mammifères marins. 1° Cétacés. 2° Siréniens. Edentés. Leur origine. Edentés d'Amérique. Leur évolution. Lémuriens Leurs affinités avec les Ongulés. Singes, Anthropomorphes tertiaires. Conclusion.

Mammifères marins. — Certains Mammifères sont complètement adaptés à la vie aquatique. Les membres antérieurs sont transformés en nageoires ; les doigts sont réunis et l'ensemble constitue une rame. Les membres postérieurs n'existent pas ou sont réduits à quelques os cachés dans les chairs. La queue est horizontale. Le cou est très court. Mais dans ce groupe des Mammifères marins, il y a en réalité à distinguer deux formes différentes, les *Siréniens* et les *Cétacés*, qui n'ont de commun que la forme extérieure.

1° *Cétacés.* — Chez les Cétacés, les membres postérieurs ne sont représentés que par deux os parallèles à l'axe du corps et qui n'ont aucune attache avec les vertèbres. Dans le membre antérieur il n'y a d'autre articulation que celle de l'épaule ; tout le membre est rigide et se meut d'une seule pièce. Le nombre des phalanges est souvent très supérieur à trois, ce qui les rapproche des Ichthyosaures et Plésiosaures. La tête est toute spéciale ; les intermaxillaires sont très allongés, les fosses nasales sont verticales et les os nasaux se sont redressés p former la voûte postérieure de ces fosses. La mâch inférieure est dépourvue de branche ascendante ; branche horizontale se termine directement en arr

par le condyle. Les Cétacés se divisent en deux grands groupes : les *Denticètes* munis de dents et les *Mysticètes* dépourvus de dents. Chez ces derniers, la voûte du palais porte des lamelles cornées ou *fanons*.

Les Cétacés apparaissent dès le commencement des temps tertiaires. Dans l'éocène, on trouve les *Zeuglodons* qui ont des caractères mixtes. Ils se rapprochent des Pinnipèdes par leur crâne ; les os nasaux sont placés normalement, les dents sont à deux racines et rappellent celles des Phoques et des Carnassiers ; les vertèbres du cou, à l'inverse de celles des Cétacés, sont longues et libres ; les doigts aussi sont quelque peu mobiles. Le genre *Squalodon*, commun dans le miocène et le pliocène, se trouve déjà dans l'éocène de l'Amérique du Nord. Il se rapproche davantage des Cétacés actuels.

C'est dans le miocène et dans le pliocène surtout qu'on trouve le plus de Cétacés. Les sables pliocènes d'Anvers en ont fourni beaucoup. Les Dauphins commencent au miocène. Les Mysticètes (Baleines) sont plus récentes et indiquent un type très modifié ; c'est ce que montre en particulier la présence, chez le fœtus des Baleines, de germes dentaires qui ne se développent pas. Dans le miocène se trouve le genre *Cetotherium*, sorte de petite Baleine dont les vertèbres cervicales sont libres et relativement longues. Dans le pliocène d'Anvers et d'Angleterre se trouvent les genres de Baleines actuellement vivants *(Balænoptera, Megaptera, Balæna)*.

L'origine des Cétacés est encore douteuse. A cause des *Zeuglodon* et *Squalodon*, il semble d'abord naturel de les faire dériver d'un type terrestre, des Créodontes, par l'intermédiaire des Pinnipèdes. Mais il faut remarquer que les Cétacés rappellent par un grand nombre de

points d'organisation les Reptiles. Ainsi le tissu osseux est spongieux; il n'y a pas de cavité médullaire dans les os longs; les vertèbres sont imparfaitement soudées à leurs apophyses; la dentition est homodonte et les dents sont placées souvent dans une rigole générale sans alvéoles distinctes; il n'y a pas de lèvres charnues et mobiles; le cerveau est très peu développé; enfin les membres antérieurs ressemblent surtout par leur nombreuses phalanges à ceux des Enaliosauriens (Ichthyosaures et Plésiosaures). A cause de toutes ces ressemblances, plusieurs naturalistes comme Carl Vogt et le docteur Durand de Gros regardent les Cétacés comme dérivés directement des Reptiles nageurs.

2° *Siréniens.* — Les Siréniens diffèrent beaucoup moins des Mammifères terrestres que les Cétacés. Les vertèbres du cou sont mobiles, tandis qu'elles sont ankylosées chez les Cétacés; les membres antérieurs ne sont pas aussi rigides, l'avant-bras est mobile sur le bras. Il n'y a jamais plus de trois phalanges aux doigts; le bassin est moins réduit que chez les Cétacés. Le crâne ne présente rien d'anormal, les os nasaux sont petits, la mâchoire inférieure présente une branche montante bien nette. La dentition est hétérodonte; il y a des incisives au moins dans les premiers temps de la vie, pas de canines, des molaires à large couronne. En somme, les Siréniens se rattachent aux Ongulés par leurs lèvres charnues munies de vibrisses, leur dentition, leur cou distinct, leur crâne. Il faut les regarder avec Vogt comme une branche des Ongulés qui s'est adaptée à la v aquatique.

La forme la plus primitive est le *Prorastomus* l'éocène de la Jamaïque, dont la dentition est enc

complète. Il a fourni le genre *Manatus* ou Lamantin actuel qui a de nombreuses molaires ressemblant à celles du Tapir.

L'*Halitherium* commun dans le miocène, par exemple dans les Faluns de l'Anjou, a un bassin bien développé, et même un fémur rudimentaire. Cet os se trouve chez les espèces les plus anciennes, comme celles des sables de Fontainebleau et disparaît dans les espèces plus récentes. Les os nasaux sont petits ; les incisives supérieures assez fortes, deviennent même des défenses comme celles des Dugongs mâles actuels. Il faut regarder l'*Halitherium* comme un type intermédiaire entre les Dugongs et les Lamantins.

Dans les couches marines miocènes de l'âge des Faluns on a trouvé dans le Tarn un Sirénien très voisin du Dugong *(Halicore)*. Il a été étudié par M. Flot qui l'a appelé pour cette raison *Probalicore*. L'extrémité antérieure est exactement celle des Dugongs; les molaires sont biradiculées tandis que chez le Dugong la racine de la molaire est seulement parcourue par un sillon. Quant au genre *Felsinotherium* du pliocène d'Italie, il peut être à peine distingué du Dugong actuel.

Au siècle dernier vivait encore dans la mer Behring un Sirénien appelé la Rhytine. Il a été complètement anéanti depui 1768. La Rhytine adulte était dépourvue de dents; toutefois dans les prémaxillaires on trouve deux alvéoles qui semblent indiquer la présence dans le jeune âge de dents rudimentaires ; deux plaques cornées sillonnées, l'une au palais, l'autre à la mandibule, remplaçaient les dents. La Rhytine dérive probablement du *Crassitherium robustum* de l'oligocène de Belgique.

Edentés. — Leur origine. — Les Édentés sont des

Mammifères toujours dépourvus d'incisives, et quelquefois même absolument privés de dents (Fourmilier, Pangolin). Les dents, quand elles existent, ont toute la même forme; la dentition est donc homodonte. Ces dents sont à croissance continue; elles ne sont formées que d'ivoire recouvert de cément; il n'y a pas d'émail. On connaît peu de chose sur l'origine des Edentés. Ils ont des rapports avec les Ongulés; nous avons vu plus haut que le *Macrotherium* et l'*Ancylotherium* que leurs extrémités avaient fait considérer d'abord comme des Edentés sont en réalité des Ongulés. D'autre part, on a trouvé dans l'éocène du Nouveau-Mexique et du Wyoming certaines formes, les *Calamodontidés*, connues seulement par leur mâchoire inférieure, mais qui ont des analogies avec les Edentés. En effet, les dents n'ont pas d'émail ou en ont fort peu. On connaît le genre *Psittacotherium* de Puerco et le *Calamodon* des couches de Wasatch dans le Wyoming. Il faut peut-être chercher dans ces *Calamodontidés* alliés eux-mêmes aux *Tillotherium* la souche des Edentés.

Edentés d'Amérique. — Leur évolution. — Il y a un argument à faire valoir en faveur de cette hypothèse, c'est ce fait que la grande majorité des Edentés habite l'Amérique. Dans l'ancien continent vivent seulement les Pangolins et les Oryctéropes qu'on trouve à l'état fossile dans le pliocène de Samos et dans les couches des monts Siwalik. Au contraire, les Paresseux, les Tatous, les Fourmiliers sont propres à l'Amérique du Sud, et c'est aussi dans le pliocène et le quaternaire de cette région qu'on a découvert la presque totalité des Edentés fossiles.

Le genre *Megatherium* (fig. 174) a été trouvé d'abord dans la formation des Pampas. Une des espèces (*M. Cuvieri*) a été dédiée à Cuvier. Cet animal avait une lon-

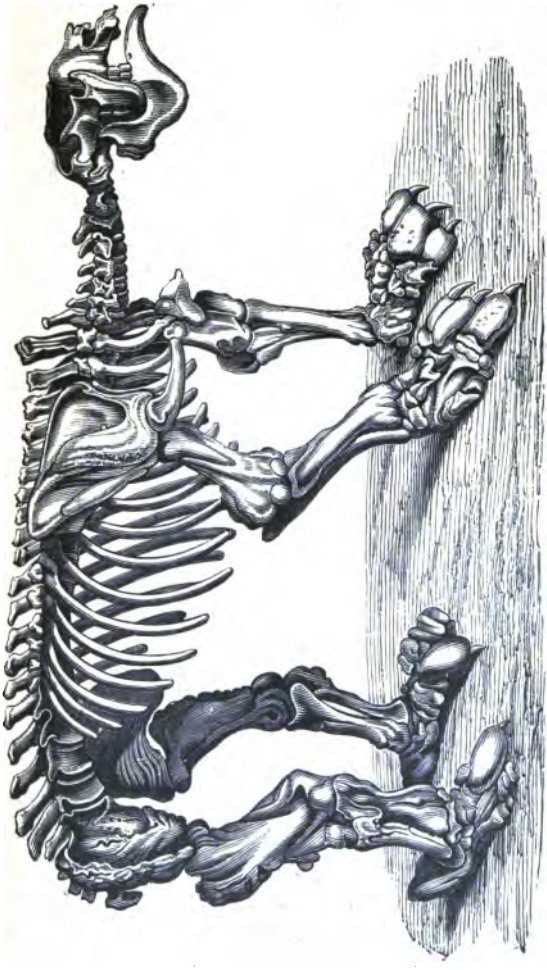


Fig. 174. — *Megatherium Cuvieri.*

gueur d'environ 4 mètres et une hauteur de 2 mètres et même 2^{m}, 50. La tête est petite et présente l'apophyse zygomatique descendante caractéristique des Paresseux, mais elle s'unit au temporal ce qui n'a pas lieu chez ces derniers. Les dents sont également plus serrées et forment une série continue sans barre. Le bassin est très puissant et la queue très forte. Il y a quatre doigts en avant et trois en arrière. Trois des doigts de devant étaient munis d'énormes griffes et aux membres de derrière le doigt du milieu portait aussi une forte griffe servant probablement à fouir la terre. Le *Megatherium* marchait d'ailleurs comme le Fourmilier sur le côté du pied. Ces pattes diffèrent beaucoup de celles des Paresseux qui sont armées de griffes recourbées, mais sont grêles et allongées.

Le *Mylodon* se place à côté du *Megatherium* et se trouve comme lui dans les deux Amériques. Il avait cinq doigts en avant et quatre en arrière, les deux extérieurs dépourvus de griffes. Chez le *Megalonyx*, les dents antérieures s'allongent et prennent la forme des canines; elle sont séparées des autres par une barre. Le squelette est moins massif que chez les précédents. Ce genre se trouve dans le pliocène de l'Amérique du Nord et au Brésil. Le genre *Lestodon* est voisin du *Megalonyx*. Le crâne ressemble beaucoup à celui des Paresseux actuels (*Bradypus* ou Aï, *Cholœpus* ou Unau).

Le *Megalonyx* et le *Lestodon* constituent un groupe plus ancien et moins différencié que le *Megatherium* et le *Mylodon*. Il est probable que les Paresseux descendent du premier groupe, tandis que le second a terminé s évolution sans laisser de descendance.

Le *Scelidotherium* des couches récentes de la Patagor et du Brésil a un crâne long et étroit ; il rappelle ainsi

genre *Myrmecophaga* (Fourmilier); il en est vraisemblablement la souche.

Dans les couches supérieures des Pampas et aussi d'une manière clairsemée dans le pliocène de l'Amérique du Nord se trouve le genre *Glyptodon*. Le crâne présente une arcade zygomatique complète avec une branche descendante énorme. Les vertèbres cervicales, sauf l'atlas sont soudées, il en est de même des vertèbres dorsales. L'animal est pourvu d'une carapace rappelant celle des Tatous, mais qui est formée de pièces soudées, tandis que chez les Tatous il y a des bandes dorsales mobiles. La tête et la queue étaient également cuirassées. Les dents présentent une surface triturante compliquée. Le *Glyptodon clavipes* mesurait jusqu'à l'extrémité de la queue environ 3 mètres de long; la carapace d'une seule pièce a $1^{m},50$.

On ne peut pas regarder les Glyptodontes comme les ancêtres des Tatous, car on trouve dans les mêmes couches de vrais Tatous, à carapace plus ou moins mobile; tels sont le *Chlamydotherium* qui atteignait la grosseur d'un Tapir, et l'*Eutatus* tout à fait semblable par sa carapace à bandes mobiles et le nombre des dents au genre actuel *Dasypus*.

Lémuriens. — Leurs affinités avec les Ongulés. — Les Lémuriens ou Prosimiens ont le pouce opposable aux deux paires de membres comme les Singes. Ils sont presque tous cantonnés à Madagascar (Makis, Indris). Leurs affinités sont complexes. La dentition des Lémuriens ressemble beaucoup à celle des Insectivores; les molaires présentent des pointes coniques et aiguës. D'autre part ils ont avec les Ongulés des rapports incontestables. L'*Adapis parisiensis* trouvé par Cuvier dans le gypse a

été rangé par lui parmi les Pachydermes à cause de ses molaires inférieures ressemblant à celles des Lophiodons, mais il a une astragale munie d'une gorge, analogue à celle des Makis. Il faut conclure de ces faits que les Lémuriens descendent de formes très anciennes alliées aux Insectivores primitifs et aux *Condylarthra*.

Dès l'éocène on trouve des types lémuroïdes. Cope regarde comme tels le *Pelycodus* et l'*Hyopsodus* qui ont encore le nombre primitif de dents (quarante-quatre). Le *Plesiadapis* de l'éocène inférieur de Reims rappelle les Tarsiers actuels.

A côté de ces derniers on peut ranger aussi un Lémurien de l'éocène d'Amérique dont Cope a trouvé un crâne presque complet. Il l'a appelé *Anaptomorphus homunculus*. D'après Cope c'est le Lémurien qui se rapproche le plus des Singes anthropomorphes et il doit en être l'une des souches. Il a la taille d'un Ouistiti; il y a deux prémolaires seulement à la mâchoire supérieure, bilobées comme chez les Singes; la canine est petite et dépasse à peine les prémolaires, les vraies molaires diminuent de taille en arrière; les incisives sont droites au lieu d'être proclives comme chez les Lémuriens. La cavité crânienne est grande; les hémisphères cérébraux devaient être volumineux; le palais est large, ce qui rappelle encore les Anthropomorphes.

Singes. — *Anthropomorphes tertiaires*. — On connaît encore peu de chose sur les Singes fossiles; mais il est bien établi que la séparation du type américain (Platyrrhiniens) et du type de l'ancien continent (Catarrhiniens) a existé de tout temps. Les restes de Singes trouvés dans les couches tertiaire et quaternaire d'Amérique sont peu nombreux et appartiennent tous à des Platyrrhiniens.

Dans l'ancien continent, comme dans le nouveau, c'est à partir du miocène que les Singes apparaissent. Le genre *Semnopithecus* se trouve dans le miocène supé-

Fig. 175. — *Mesopithecus Pentelicus*
(Figure empruntée à M. Albert Gaudry, *Enchaînements du monde animal*)

rieur de l'Inde. Il a été découvert aussi dans le pliocène moyen de Montpellier *(Semnopithecus monspessulanus)*.

Les Singes qui n'existent plus aujourd'hui en Europe (sauf quelques Magots à Gibraltar) y étaient abondamment représentés aux époques miocène et pliocène.

Dans le miocène moyen de Sansan, Lartet découvrit en 1837, un petit Singe, le *Pliopithecus antiquus* qui se rapproche des Gibbons, c'est donc un singe anthropomorphe.

A Pikermi, M. Gaudry a trouvé de nombreux restes de Singes, au moins vingt-cinq individus. Les membres sont égaux et ressemblent à ceux des Macaques; la tête est celle des Semnopithèques, l'angle facial est de 57 degrés. Pour exprimer que ce Singe est un type de transition entre deux genres actuellement distincts, M. Gaudry l'a appelé *Mesopithecus Pentelici*[1] (fig. 176).

Tout récemment M. Donnezan a découvert près de Perpignan, une localité très riche en Vertébrés fossiles. C'est le *Serrat d'en Vaquer*. Il appartient au pliocène. M. Depéret, a étudié les ossements découverts. Parmi les pièces les plus importantes se trouvent une Tortue gigantesque *(Testudo Perpiniana)* une tête de *Palæoryx boodon*, et aussi d'importants débris de Singes.

Le Singe du pliocène de Perpignan a été appelé *Dolichopithecus ruscinensis*. Il est caracterisé par la forme allongée de son museau; les canines inférieures sont fortes, les molaires sont celles des Semnopithèques. Au contraire les membres sont moins élancés et plus robustes que chez ces derniers et se rapprochent de ceux des Macaques. Le *Dolichopithecus* est donc un type de transition voisin du *Mesopithecus*, mais qui en diffère par l'allongement de la face et de la mandibule. D'après M. Gaudry, le *Dolichopithecus* « serait un *Mesopithecus* qui a subi du miocène supérieur au pliocène moyen le même allongement que les Singes actuels ont su. depuis l'enfance jusqu'à la vieillesse ».

[1] Gaudry, *Les Ancêtres de nos animaux dans les temps géologiques* (Bibliothèque scientifique contemporaine).